

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 32. BAND

DER GANZEN REIHE 132. BAND

ZWEITES HEFT

MIT 82 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Ma



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1938

Flora. N. F. Band 32

Heft 2

S. 125—224, Jena, 17. 1. 1938

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
SCHRADER, EGON, Die Entwicklung von <i>Thraustotheca clavata</i> . Mit 59 Abbildungen im Text	125—150
GRÁF, LÁSZLÓ, Die Entwicklung des Leitungssystems im Stengel von <i>Bidens tripartitus</i> (L.). Mit 7 Abbildungen im Text	151—173
DIWALD, KARL, Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung von <i>Glenodium lubiniensiforme</i> spec. nov. Mit 8 Abbildungen im Text	174—192
LAUÉ, ERIKA, Untersuchungen an Pflanzenzellen im Dampfraum. Mit 8 Abbildungen im Text	193—224

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1938 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. C. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Außerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgängliche Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Exkursionsflora von Java

umfassend die Blütenpflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der im Hochgebirge wildwachsenden Arten

Im Auftrage des Holländischen Kolonialministeriums

Bearbeitet von

Dr. S. H. Koorders

- Band I. **Monokotyledonen.** Mit 30 Abbild. im Text, 1 chromolithograph. Tafel und 6 Lichtdrucktafeln. XXV, 413 S. gr.8° 1911 Rmk 24.—
- Band II. **Dikotyledonen: Archichlamydeae.** Mit 90 Abbild. im Text und 7 Lichtdrucktafeln. VI, 742 S. gr.8° 1912 Rmk 36.—
- Band III. **Dikotyledonen: Metachlamydeae.** Mit 19 Abbild. im Text, 4 Karten und 6 Lichtdrucktafeln. IX, 498 S. gr.8° 1912 Rmk 28.—
- Band IV. **Atlas.** Herausgegeben von Frau A. Koorders-Schumacher.
- 1: Familie 1—19 = S. 1—81. Mit Fig. 1—190 1930 Rmk 2,50
 - 2: Familie 20—21 = S. 83—164. Mit Fig. 191—355 1922 Rmk 2,50
 - 3: Familie 22—49 = S. 165—336. Mit Fig. 356—591 1923 Rmk 7.—
 - 4/5: Familie 50—64. Zwei Hefte = S. 337—500. Mit Fig. 592—780 1924 Rmk 8.—
 - 6: Familie 65—73 = S. 501—588. Mit Fig. 781—870 1925 Rmk 6.—
 - 7: Familie 74—91 = S. 589—688. Mit Fig. 871—976 1926 Rmk 6.—
 - 8: Familie 128, 1. Hälfte = S. 865—960. Mit Fig. 1153—1252 1926 Rmk 6.—
 - 9: Familie 128, 2. Hälfte: S. 961, 962, 967—970, 973, 974, 989—991, 996, 999—1019. Mit Fig. 1253—55, 1260—63, 1266—67, 1282—84, 1289, 1292—1313. 1937 Rmk 4.—

Mit der 9. Lieferung wird der Atlas voraussichtlich abgeschlossen sein, obwohl noch etwa 1800 Zeichnungen von Abbildungen vorliegen. Ungünstige Verhältnisse verhindern z. Z. leider die Ausgabe weiterer Lieferungen.

Beilage: Prospekt vom Verlag **Gustav Fischer in Jena**, über „**O. Moritz, Einführung in die Allgemeine Pharmakognosie**“ u. and.

Die Entwicklung von *Thraustotheca clavata*.

Von Egon Schrader (Hannover).

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.)

585

Mit 59 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Ein lange umstrittenes und auch heute noch nicht für alle Saprolegniaceen völlig geklärtes Problem ist das der Sexualität dieser Pilze. Man hat zum Teil Formen beobachtet, deren Oogonien sich ohne Antheridien weiter entwickelten, und andere, die dies nicht taten. Zuerst stellte Pringsheim (1874) die Behauptung auf, die ersteren Formen entwickelten sich parthenogenetisch. De Bary (1881) bestritt die Sexualität für die ganze Gruppe. Er behauptete, die Antheridien, die manche Formen zweifellos zeigen, wären funktionslos. Nachdem der Streit noch einige Zeit hin und her gegangen war, bewiesen Claussen (1908) an *Saprolegnia monoica* und Mücke (1908) an *Achlya polyandra*, daß wenigstens diese beiden Formen sich geschlechtlich fortpflanzen. Dasselbe wurde später auch von Kasanowsky (1911) für *Aphanomyces laevis*, von Mäckel (1928) für *Saprolegnia Thureti* und *Saprolegnia mixta*, bei denen teilweise Antheridien gebildet werden, von Cooper (1929) für *Achlya hypogyna* und von Höhnk (1934/35) für *Saprolegnia ferax* festgestellt, während einige sich wirklich parthenogenetisch fortpflanzen sollen. So z. B. entwickeln die antheridienfreien Oogonien von *Saprolegnia Thureti* und *Saprolegnia mixta* nach Mäckel (1928) und die von *Saprolegnia ferax* nach Höhnk (1934/35) ebenfalls normale Oosporen. Die Frage nach der Sexualität auch für *Thraustotheca* zu klären, war die eine Aufgabe dieser Arbeit.

Die andere bestand darin, die bis jetzt noch völlig ungeklärte Frage nach der Reduktionsteilung, wenigstens soweit es bei der Kleinheit der Kerne möglich ist, zu beantworten. Dies Problem ist oft diskutiert worden, aber niemals konnten Teilungsstadien oder wenigstens Kerne, die nach der Teilung in der Oospore liegen müssen, gesehen werden. Daß die Reduktionsteilung nicht während der Oogonreifung

1) Erschienen als Dissertation der Philosophischen Fakultät der Philipps-Universität zu Marburg.

vor sich gehen kann, wie Trow (1904) meinte, wurde schon von Claussen (1908) nachgewiesen, da hier nur eine Teilung zu finden ist. Seitdem nehmen die Forscher an, daß sie in der keimenden Oospore vor sich geht. Fritz Krüger konnte 1910 für *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae* nachweisen, daß die beiden ersten Teilungsschritte des diploiden Sporenkernes die Reduktion bewirken.

Die Versuche, diese Frage auch bei den Saprolegniaceen zu klären, scheiterten meist daran, daß keimende Oosporen selten zu finden sind. Es konnte niemals genügend Material zu einer zytologischen Untersuchung gewonnen werden. Übersichtsbilder von keimenden Oosporen, die zufällig gefunden wurden, sind öfter in der Literatur anzutreffen.

Während seiner Arbeit über die Saprolegniaceenflora von Marburg wurde Richter darauf aufmerksam, daß die Oosporen von *Thraustotheca clavata* einigermaßen leicht keimen. Da diese Form außer in einer Arbeit von Weston (1918), die sich aber nur mit Beobachtungen an lebendem Material befaßt, entwicklungsgeschichtlich noch nicht bearbeitet ist, wurde sie als Untersuchungsmaterial benutzt.

Die zytologische Literatur über die Saprolegniaceen beschränkt sich im allgemeinen nur auf die Frage der Sexualität, also auf die Entwicklung der Oogonien und Antheridien. Deshalb wurde in dieser Arbeit Wert darauf gelegt, auch die vegetativen Organe und Zoosporangien einer kurzen Untersuchung zu unterziehen. Die Entwicklung der Zoosporen ist schon oft an lebendem Material verfolgt worden, aber nur selten wurden die zytologischen Vorgänge bearbeitet, so z. B. in der 1882 erschienenen sehr schönen Arbeit von Rotherth für verschiedene Saprolegniaceenspecies.

* * *

Die vorliegende Arbeit wurde vom Juli 1936 bis Mai 1937 im botanischen Institut der Philipps-Universität zu Marburg an der Lahn auf Anregung und unter der Leitung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Claussen, ausgeführt. Ich möchte nicht verfehlen, ihm an dieser Stelle für seine ständige Hilfe und Anteilnahme an meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ferner bin ich Herrn Dr. Richter zu Dank verpflichtet für mündliche Mitteilungen, für die Überlassung von Material und dafür, daß er mir seine Arbeit über die Saprolegniaceenflora von Marburg schon vor ihrem Erscheinen zur Benutzung zur Verfügung stellte.

Technisches.

Das zur Untersuchung gelangte Material der Saprolegniaceenspecies *Thraustotheca clavata* wurde in einem Waldbach, der in der Aseler Bucht bei Vöhl in den Edersee fließt, auf Holz und Nadeln der Kiefer gefunden. Außerdem fand ich sie später noch einmal auf Erlenholz in einem Bach bei Kaldern in der Nähe von

Marburg. Nach Richter (1937, S. 256) kommt die Form noch bei Halsdorf in der Wohra, am Christenberg in den Fischteichen und im Rimberggebiet vor. Sie scheint also in der Umgebung von Marburg ziemlich häufig zu sein.

Das gesammelte Material wurde in Petrischalen (Durchmesser 10 cm) in zweimal im Dampftopf sterilisiertes und durch Schütteln wieder lufthaltig gemachtes Wasser ausgelegt. Als Köder wurden abgekochte Hanfsamen zugegeben. Die zur Kultur vieler Saprolegniaceen günstigen Ameiseneier konnten nicht benutzt werden, da *Thraustotheca* nur sehr mangelhaft auf ihnen wächst. Da meistens mehrere Formen in einer solchen Rohkultur waren, wurden nach einiger Zeit einige reine Hyphen auf einen festen Nährboden übertragen. Am besten gelang die Reinkultur, wenn ein Zoosporangium, das seine Zoosporen fertig gebildet hatte, übertragen wurde. Da die Sporen nach der Reifung zusammen hängenbleiben, ist diese Arbeit mit zwei feinen sterilen Nadeln gut durchzuführen.

Als Nährboden bewährte sich der von Höhnk (1934/35) angegebene gut, bei dem auf 1 l Wasser folgende Substanzen verwandt werden:

- 15 g Agar-Agar und Carrageen zu gleichen Teilen,
- 0,5 g Traubenzucker,
- 0,05 g Zitronensäure,
- 0,0005 g KH_2PO_4 ,
- 0,000025 g NH_4NO_3 ,
- 0,000025 g $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$,
- 0,000025 g MgSO_4 .

War die Kultur nach der ersten Übertragung noch nicht rein, so wurde mit einem in der Flamme sterilisierten Skalpell ein Stück Nährboden mit Hyphen ausgeschnitten und in eine andere Schale mit Agar-Agar gegeben. Eine solche Agarkultur lieferte dann das Impfmateriel für eine Reihe von Hanfsamenkulturen. Sie wurden so hergestellt, daß ein Agarblock mit Hyphen in Wasser mit höchstens 5 Hanfsamen gelegt wurde. Nach ca. 2–3 Tagen entwickelten sich auf den Hanfsamen schon Zoosporangien, nach 8–10 Tagen Oogonien. Enthielt eine Kultur eine zur Untersuchung genügende Menge Oosporen, so wurde sie fixiert, wozu als Fixierungsmittel Chromsäure-Eisessig von folgender Zusammensetzung benutzt wurde: 0,3 g CrO_3 , 1,0 ccm Eisessig, 98,7 ccm H_2O .

In dieser Flüssigkeit blieben die Kulturen 24 Stunden. Dann wurden sie bis zur völligen Entfernung der gelben Chromsäurefarbe (meist ca. 24 Stunden) gewässert und durch 7 Alkoholstufen in absoluten Alkohol gebracht, dem etwas Eosin zugesetzt war. Diese totale Vorfärbung erleichterte die Orientierung im Paraffin. Die Kultur kam dann ein zweites Mal in absoluten Alkohol und von da durch die Alkohol-Xylolstufen (3+1, 2+2, 1+3, je 2 Stunden) in reines Xylol. Nach weiteren 2 Stunden wurde dieses gewechselt und Paraffin vom Schmelzpunkt 54° zugesetzt. Hierin blieb die Kultur ca. 12 Stunden und kam dann für weitere 12 Stunden in reines Paraffin. Danach wurde in der üblichen Weise eingebettet.

Geschnitten wurde mit einem Jungschen Mikrotom. Die Schnittdicke betrug 4–6 μ . Gefärbt wurde mit Saffranin-Gentianaviolett-Orange G + Nelkenöl mit folgenden Zeiten: Saffranin: 8 Min., Gentianaviolett nach Claussen: 15 Min., Orange G + Nelkenöl: $1\frac{1}{2}$ Min. Eine Eisenalaun-Hämatoxylin-Eosin-Färbung bewährte sich nicht so gut.

Zur mikroskopischen Untersuchung wurde ein Zeiss-Mikroskop mit den Okularen 7 und 10, den Kompens.-Okularen 12 und 18, den Objektiven A, C und D,

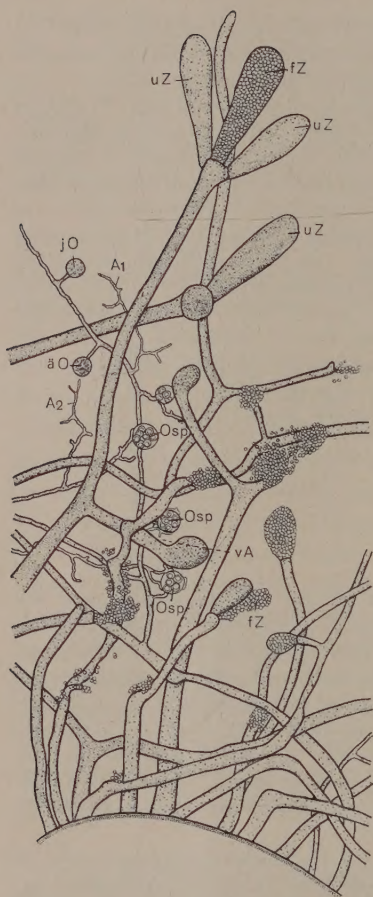


Fig. 1. Übersichtsbild über ein Stück aus einer Hanfsamenkultur. Unten ein Teil des Hanfsamens, aus dem die Hyphen herauskommen. 68 \times . uZ Unreifes Zoosporangium, fZ Zoosporangium mit fertigen Zoosporen. jO Junges Oogon, auf das ein Antheridium (A₁) zuwächst. ao Älteres Oogon. Das Plasma konzentriert sich an einigen Stellen. Ein Antheridium (A₂) ist fast bis an das Oogon herangewachsen. Osp Oogonien mit reifen Oosporen. Alle sind mit Antheridien versehen, die sich zum Teil verzweigen (vA).

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Thraustotheca clavata*.

sowie der homogenen Ölimmersion $\frac{1}{12}$ benutzt. Zur Präparation stand mir ein Bino-kular zur Verfügung. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Abbeschen Zeichen-apparates aufgenommen.

Um Oosporen zum Keimen zu bringen, übertrug ich sie mit feinen, in der Flamme sterilisierten Nadeln auf festen Nährboden. Da solche Kulturen aber sehr bald von Bakterien stark befallen wurden, mußten die Oosporen oft (meistens alle 4–5 Tage) umgeimpft werden. Diese Kulturen wurden dann nach verschieden langer Wachstumsdauer fixiert, d. h. nach 14, 16, 18 usw. bis 24 Tagen. Die Weiterbehandlung war die gleiche wie bei Wasserkulturen.

Ergebnisse der Untersuchung von *Thraustotheca clavata*.

1. Die Hyphen.

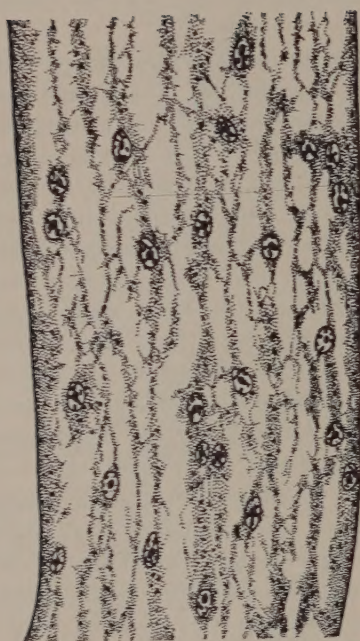
Auf Hanfsamen bildet *Thraustotheca clavata* Kulturen, die einen Durchmesser von durchschnittlich 1–1,5 cm haben (Fig. 1). Die einzelnen kräftigen Hyphen stehen radial vom Substrat ab und verzweigen sich in charakteristischer Weise. Die Länge der Hyphen ist je nach dem Alter verschieden, wie auch ihre Durchmesser sehr wechseln. An der Basis der Haupthyphen wurden z. B. 100–120 μ gemessen, in der Mitte derselben Hyphen nur 60–70 μ und an den Enden 35–50 μ . Die Seitenzweige, die in einem Winkel von fast 90° von den Haupthyphen absteigen oder sich durch Verzweigung der Haupthyphen bilden, sind wesentlich dünner: 20–30 μ . Diese Zahlen sollen nur Beispiele sein. Alle Hyphen enden immer mit abgerundeter Spitze und haben im makro-

skopischen Bild eine graue, im mikroskopischen eine hell- bis dunkelbraune Farbe.

Sehr leicht erkennt man die körnige Struktur des Plasmas, das immer in einer langsamen Bewegung begriffen ist. Die Körner sind oft ziemlich grob, so daß sie die Bewegung gut anzeigen, andererseits aber besonders bei der Untersuchung von Schnitten recht störend wirken. Das Plasma ist deutlich auf Streifen und Bändern angeordnet, die aber durch die Strömung oft ihre Lage ändern. Diese Streifung sieht man besonders schön auch in Schnittpräparaten sowohl im Querschnitt (Fig. 4), wo das Plasma ungleichmäßig in stärkeren und weniger starken Ansammlungen am Rande liegt, als auch im tangentialen Längsschnitt (Fig. 2). Im Querschnitt und im radialen Längsschnitt (Fig. 3, 5, 6) erkennt man ferner, daß nicht die ganze Hyphe mit Plasma ausgefüllt ist, sondern daß es nur einen verhältnismäßig dünnen Wandbelag bildet und innen eine große Vakuole freiläßt. In der abgerundeten Spitze liegt nicht mehr Plasma als in den übrigen Hyphenteilen, wie Fig. 5 zeigt.

Die Seitenzweige werden auf die Weise gebildet, daß die Wand einer Hyphe an irgendeiner Stelle, meist unter einem Zoosporangium sich ausbeult. In diese Vorwölbung wandern dann Plasma und Kerne ein und bilden so den Anfang eines neuen Schlauches, der durch Spitzenwachstum vorangetrieben wird. Das Wachstum einer solchen Hyphe beträgt in der Stunde durchschnittlich 20—30 μ . Dickere Fäden wachsen im allgemeinen langsamer als dünne, ältere Hyphen langsamer als junge, die gerade aus Sporen entstanden sind, und dann hängt die Wachstumsgeschwindigkeit natürlich auch noch mit dem Substrat, auf dem der Pilz lebt, und dem umgebenden Medium eng zusammen. Die Äste können an beliebigen Stellen entstehen, meistens werden sie jedoch unter einem Zoosporangium gebildet.

Die Kerne der Hyphen haben eine längliche Form und sind mit ihrer Längsachse im allgemeinen in der Richtung der Hyphe gelagert. In ihnen ist sehr leicht ein ziemlich großer, stark färbbarer Nucleolus festzustellen und meistens auch Chromatin, das längs gelagert ist und am Nucleolus zusammenläuft. Ihre Größe beträgt ungefähr 4:2 μ . Sie liegen in großer Anzahl in den Hyphen, so daß ich z. B. in einem Wandstück von der Größe 170:90 μ (Fig. 2) 24 Stück zählen konnte. Sie scheinen sich sehr lebhaft zu teilen, denn man sieht oft die Kerne paarweise beieinanderliegen, was darauf hindeutet, daß die Teilung erst kürzlich vor sich gegangen sein muß. Außer in ganz jungen Hyphen, die eben von Sporen gebildet wurden, konnte ich jedoch niemals Teilungsstadien beobachten, woraus ich schließe, daß diese in kurzer Zeit ab-



2



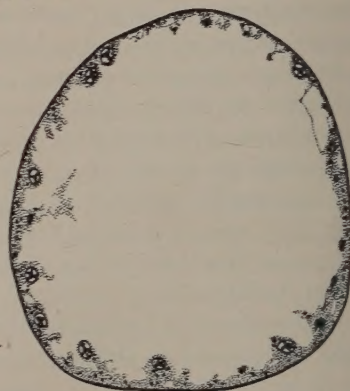
3



5



6



4



7



8

laufen. Anscheinend gehen die Teilungen ziemlich gleichzeitig vor sich, wie Fig. 6 erkennen läßt. In diesem Faden sind die Kerne gerade wieder in ihren Ruhezustand übergegangen. Sie liegen paarweise zusammen und sind wesentlich kleiner als die älteren Kerne.

2. Zoosporangien und Zoosporen.

Gibt man zu einer älteren Kultur Hanfsamen hinzu, so kann man schon nach einem Tag gekeimte Zoosporen in großen Mengen daran hängen sehen. Nach 2 Tagen findet man bereits ein ziemlich kräftiges Mycel, das auch schon einige junge Zoosporangien aufweist. Von da an sind lange alle Entwicklungsstadien zu beobachten. Formen und Größe der Zoosporangien wechseln sehr stark mit dem Medium, in dem sie sich befinden. Die ersten Sporangien, die ein Mycel bildet, sind meistens klein und enthalten nur wenige Sporen. Erst wenn die Kultur älter wird, werden die Sporangien auch größer. Ihre Basis hat die Breite des tragenden Fadens. Dann wächst der Durchmesser auf einer Strecke, die ungefähr zwei Drittel der Gesamtlänge ausmacht, stetig, um dann wieder bis zum Ende abzunehmen. Ihre Form ist also die einer Keule. In seltenen Fällen gibt es aber auch Sporangien, die überall fast gleichmäßig dick sind. Oft findet man auch solche, die fast am Ende ihren größten Durchmesser haben (Fig. 1).

Ein solches Organ der ungeschlechtlichen Vermehrung entsteht im allgemeinen dadurch, daß eine Hyphe ihr Wachstum einstellt und an der Spitze anschwillt. Hier sammelt sich eine große Menge Plasma, so daß die Spitze viel dunkler erscheint als der übrige Hyphenteil. Leider wird sie dadurch so undurchsichtig, daß eine Lebendbeobachtung der nun folgenden Vorgänge nahezu unmöglich ist. Man kann nur noch erkennen, daß sich an der Basis des Zoosporangiums eine Wand bildet, die es von dem Mycel abschneidet. Unter ihr erscheint bald ein Buckel (Fig. 9), der zu einem Seitenzweig auswächst. Die Zoosporangien von *Thraustotheca clavata* werden niemals durchwachsen, sondern immer übergipfelt. Nun dauert es nicht mehr lange bis zur

Fig. 2. Tangentialer Längsschnitt durch eine Hyphe. Das Plasma liegt in Längsstreifen. 1185 \times .

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch eine Hyphe. Das Plasma ist wandständig. In der Mitte befindet sich eine große Vakuole. 1185 \times .

Fig. 4. Querschnitt durch eine Hyphe. Kerne im wandständigen Cytoplasma. Sie sind alle ungefähr quer geschnitten, da sie mit ihrer Längsachse in der Richtung der Hyphe liegen. 1185 \times .

Fig. 5. Hyphenspitze, längs. 1185 \times .

Fig. 6. Verzweigung einer Hyphe. Die Kerne liegen noch paarweise. Sie haben sich anscheinend soeben geteilt. 1185 \times .

Fig. 7 und 8. Kernteilungen in einer Hyphe. 1660 \times .

Fertigstellung der Zoosporen, die nur an fixiertem und geschnittenem Material beobachtet werden kann. Die Zeit vom Beginn der Anschwellung der Hyphe bis zur Reifung der Zoosporen beträgt etwa 4—5 Stunden.

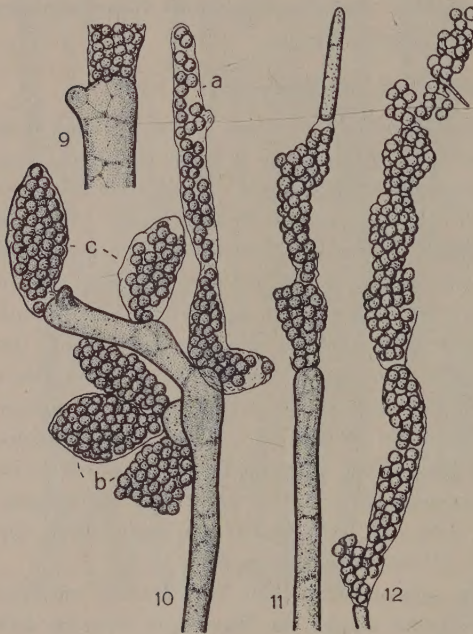


Fig. 9. Basis eines Zoosporangiums. Die Hyphenspitze bildet einen Seitenzweig. 182 \times .

Fig. 10. Hyphe mit verschiedenen Zoosporangienformen. 182 \times . *a* Mehrere Zoosporangien liegen hintereinander, so daß eine lange Reihe entsteht. *b* Zoosporangien von normaler Form, die an ganz kurzen Seitenästen sich gebildet haben, so daß sie in einem Büschel beieinanderliegen. *c* Normale endständige Zoosporangien.

Fig. 11. Zoosporangien aus einer Agarkultur. Sie haben sich nicht am Ende, sondern mitten im Faden gebildet. Die vordere Hyphenspitze ist durch Zerschneiden der Zoosporangienwand von der Mutterpflanze getrennt worden. Auch hier liegen mehrere Zoosporangien hintereinander. 182 \times .

Fig. 12. Eine Reihe von Zoosporangien, die sich hintereinander gebildet haben. Unten sieht man noch das Ende der Hyphe. Oben keimen einige Sporen aus. 182 \times .

Diese Form der Zoosporangienbildung überwiegt in Wasserkulturen durchaus. Meistens befindet sich am Ende einer Hyphe nur ein Sporangium. Das nächste, das gebildet wird, entsteht am Ende des Seitenzweiges, der unter dem zuerst entwickelten herauskommt (Fig. 10). Es kommt aber auch vor — und das findet man besonders in alten Wasserkulturen und auf festem Nährboden, auf dem sich auch leicht Zoosporangien bilden —, daß die Hyphe unter der Wand, die das erste Zoosporangium abschneidet, wieder anschwillt und ein neues bildet und so fort, bis eine ganze Reihe von Zoosporangien hintereinanderliegen. Da die Wände in einem fortgeschrittenen Stadium schon überall zerbrochen sind, macht es bei flüchtiger Betrachtung

den Eindruck, als ob man ein einziges, dafür aber sehr langes Zoosporangium vor sich hätte (Fig. 10 und 12). Ein seltener Fall ist in Fig. 11 dargestellt, wo nicht das Ende einer Hyphe, sondern ein Teil

darunter anschwillt, so daß also das Sporangium mitten im Faden liegt, während das Ende weiterwächst. Dieser Fall kann allerdings nur auf Agar vorkommen und ist auch darauf gefunden worden, da ja ein solches Fadenende in Wasserkulturen durch das Zerbrechen der dazwischenliegenden Sporangienaußenwand die Verbindung mit dem Substrat — in unserem Falle Hanfsamen — verlieren würde und also

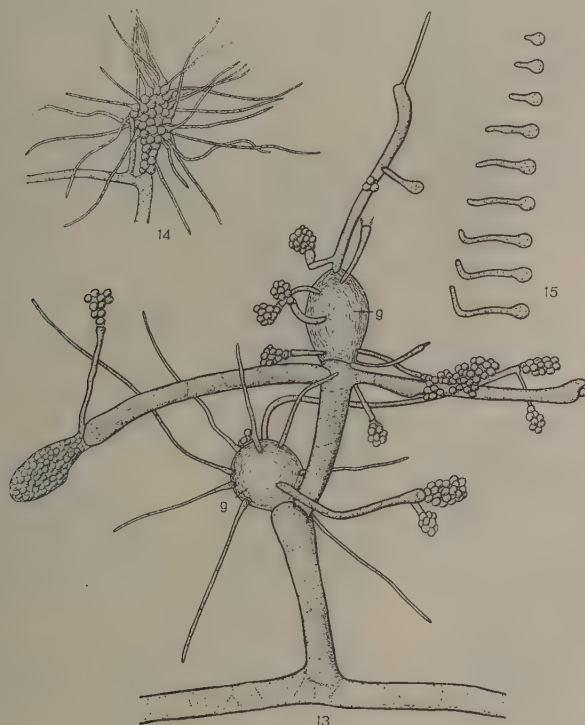


Fig. 13. Bildung von Seitenzweigen aus Gemmen (g). 110 \times .

Fig. 14. Auskeimung von Zoosporen, die sich noch im Zoosporangium befinden. 110 \times .

Fig. 15. Keimlinge aus Zoosporen in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Die Bilder sind alle 10 Minuten aufgenommen worden. 184 \times .

absterben müßte. Auf Nähragar jedoch kann es weiterwachsen, unbekümmert um den Anschluß an die Mutterpflanze.

Wenn man einen Agarblock mit unfertigen Zoosporangien ausschneidet und in Wasser überträgt, so ist es interessant zu beobachten, daß diese sich nicht weiterentwickeln, sondern dünne Fäden treiben, die ihrerseits von neuem kleine Zoosporangien bilden mit nur ver-



hältnismäßig wenigen Zoosporen. Die Zoosporangien sind also zu Gemmen geworden, die ihr Plasma in die neugebildeten Hyphen und Zoosporangien gegeben haben und deshalb fast leer erscheinen. Ihre Haut ist mit vielen Falten bedeckt. Ein solches Bild zeigt uns Fig. 13, wo die Gemmen eine große Anzahl von Hyphen gebildet haben. Man erkennt daran, daß die Zoosporangien ihren Hyphencharakter nicht verloren haben. Durch diese starke Verzweigung können mehr Zoosporangien gebildet werden, deren Sporenreifung auf eine längere Zeit ausgedehnt werden kann, als es in einem einzigen Sporangium möglich wäre, wodurch die Vermehrung besser gewährleistet ist. Außerdem bildet der Pilz auf diese Weise ein noch stärker verzweigtes Mycel, als es sonst schon der Fall ist, und kann deshalb die gebotenen Nährstoffe in dem neuen Medium besser ausnutzen.

An Hand der geschnittenen Präparate erkennt man folgenden Verlauf der Entwicklung:

Zunächst wandern mit dem Plasma eine Anzahl von Kernen, die die gleiche Größe besitzen wie die Hyphenkerne, in die anschwellende Hyphenspitze ein, wo sie sich gleichmäßig über den zur Verfügung stehenden Raum verteilen (Fig. 16). Nachdem das Zoosporangium ungefähr seine endgültige Größe erreicht hat, beginnt das Plasma in der Mitte zu degenerieren, wodurch eine Vakuole mit hellem Inhalt entsteht, der sich mit den verwendeten Farbstoffen nicht färben läßt (Fig. 17 und 18). Wahrscheinlich ist er etwa von der Konsistenz des Zellsaftes der höheren Pflanzen. Die Vakuole vergrößert sich stetig, so daß am Ende nur noch ein dünner Wandbelag von Plasma übrig-

- Fig. 16. Medianer Längsschnitt durch eine Zoosporangienanlage. 1185 \times .
 Fig. 17. Querschnitt durch ein erwachsenes Zoosporangium. In der Mitte beginnt die Plasmadegeneration. 1185 \times .
 Fig. 18. Medianer Längsschnitt durch ein erwachsenes Zoosporangium. Die Plasmadegeneration ist fortgeschritten. Innen ist nur noch etwas restliches Plasma zu sehen. 1185 \times .
 Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch ein älteres Zoosporangium. Zusammenballung des Plasmas um die Kerne. 1185 \times .
 Fig. 20. Flächenschnitt durch ein Zoosporangium. Die um die Kerne sich konzentrierenden Plasmamassen erscheinen als dunklere Flecke, die allmählich in den dünneren Plasmabelag übergehen. 711 \times .
 Fig. 21. Schnitt durch eine Zoospore. Von der Kernspitze gehen springbrunnenartig Fasern aus, die das Plasma abschneiden. 1660 \times .
 Fig. 22. Zoospore des beweglichen Stadiums. 1660 \times .
 Fig. 23 und 24. Erste Kernteilung in einer Zoospore. 1660 \times .
 Fig. 25. Zoospore mit den beiden Tochterkernen, die durch die erste Teilung entstanden sind. 1660 \times .
 Fig. 26—28. Keimung der Zoosporen. 1660 \times .
 Fig. 29. Keimende Zoospore nach der zweiten Kernteilung. Drei Kerne liegen im Schnitt, von denen einer sich schon wieder in Teilung befindet. 1660 \times .

bleibt, in dem sich die Kerne befinden. Von diesen scheinen keine zu degenerieren, denn nirgends wurden Anzeichen dafür gefunden. Es scheinen also so viele einzuwandern, wie Sporen gebildet werden sollen. Teilungen im Zoosporangium habe ich auch nicht gefunden, was mit den Resultaten früherer Beobachter an anderen Saprolegniaceen übereinstimmt.

Um diese Zeit wird das Sporangium durch eine Wand abgeschnitten. Das Plasma beginnt jetzt sich um die wandständigen Kerne zu konzentrieren, und zwar im allgemeinen so, daß immer ein Plasmaballen in der Lücke von zwei ihm gegenüberliegenden liegt (Fig. 19). Dieser Vorgang geht so weit, daß die einzelnen Plasmamassen nur noch durch schmale Brücken verbunden sind, die aber auch bald zerspalten werden, wodurch die fertigen, 10—12 μ großen Zoosporen getrennt werden. Diese füllen nun den ganzen Raum — auch den inneren, der bislang von der Vakuole eingenommen wurde — aus. An ihren Berührungsstellen platten sie sich ab, wodurch eine zellige Struktur erscheint (Fig. 30).

In einigen Fällen sah ich im Schnittpräparat eine Zoospore, von deren Kernspitze einige Fäden springbrunnenartig nach dem Rande zu verliefen (Fig. 21). Diesen Fäden scheint die Aufgabe zuzukommen, das Sporenplasma abzugrenzen, so daß sie und damit der Kern für die Bildung der Haut verantwortlich zu machen sind. Das Fixierungsmittel dürfte aber diese zarten Gebilde nicht gut erhalten, denn ich sah sie sehr selten. Außerdem stört auch das grobe Plasma sehr die Beobachtung, und ich nehme an, daß die Fäden nur während der kurzen Zeit der Sporenabsonderung auftreten, was die Wahrscheinlichkeit ihrer Beobachtung in den Schnitten sehr herabsetzt.

Die Sporangienwand reißt an verschiedenen Stellen, manchmal an der Spitze, manchmal am basalen Teil oder in der Mitte an beliebigen Stellen und ist bei fortgeschrittener Entwicklung nur noch stückweise vorhanden. Dennoch haften die Sporen fest zusammen, wofür ein Grund nicht recht anzugeben ist. In Schnittpräparaten kann man nichts zwischen ihnen erkennen, denn gefärbt ist nichts.

In diesem Ruhezustand können die Sporen einige Zeit verharren. Sind jedoch die Bedingungen in der Kultur gut, so schlüpft nach einigen kräftigen Bewegungen eine bewegliche Form aus, die zwei seitlich inserierte Geißeln besitzt, von denen die kürzere nach vorn und die längere nach hinten gerichtet ist (Fig. 22). Sie bewegt sich verhältnismäßig langsam und plump durch das Wasser und heftet sich schon sehr bald fest, um auszukeimen.

Zur Geißelbeobachtung habe ich sich bewegende Zoosporen aus einer Wasserkultur mit einer sterilen Pipette entnommen und sofort mit Jodjodkalium fixiert. Bei nicht zu starker Braunfärbung kann man auf diese Weise auch den Kern einigermaßen sichtbar machen. Das so behandelte Material zeigt des öfteren eine feine Linie, die die Spitze des Kerns mit dem Ansatzpunkt der Geißeln verbindet.

Werden ruhende Zoosporen, die noch nicht geschwärmt haben, in frisches Wasser gebracht, so keimen sie direkt aus, ohne das bewegliche Stadium zu durchlaufen. Diese Keimung kann noch an der Mutterpflanze geschehen, so daß von einem Zoosporangium dann eine große Menge von Hyphen abstehen (Fig. 14). Späterhin machen sie sich selbständig und lassen sich als kleine Pflanzen an einen zum Wachstum geeigneten Ort tragen. Die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Schläuche beträgt durchschnittlich 50μ in der Stunde (Fig. 15).

Andererseits können aber auch die Schwärmformen, die sich festgesetzt und die Geißeln abgeworfen haben, mit der Keimung noch lange auf sich warten lassen. In ein frisches Medium übertragen, keimen sie dann sofort.

Als Einleitung dazu teilt sich der Kern in zwei. Es bildet sich eine reguläre Spindel (Fig. 23 und 24), die ziemlich langgestreckt ist und sich fast durch die ganze Spore zieht. Man erkennt sehr schön die Spindelfasern, ihre Pole, die etwas stärker gefärbt sind, und die Chromosomen, die zu zählen aber auch hier schlecht gelingt. Sind die beiden Tochterkerne fertig gebildet (Fig. 25), so beginnt im allgemeinen das Wachstum des Keimschlauches, wobei die Spore nur ihre Wand



Fig. 30. Zoosporangium mit reifen Zoosporen. Sie haben sich gegenseitig abgeplattet, so daß eine zellige Struktur entsteht. Der Inhalt ist beim Fixieren etwas geschrumpft. Die Hyphe hat einen Seitenzweig gebildet. $697\times$.

reckt, denn Andeutungen einer zerrissenen Membran waren nirgends zu sehen (Fig. 26—29). Die Vakuolen, die schon vorher in geringer Größe in den Zoosporen vorhanden waren, vergrößern und vermehren sich jetzt etwas, denn es wird ja zunächst Plasma für die Keimungsvorgänge verbraucht. Das Wachstum des jungen Fadens geht sehr schnell vor sich, so daß er bald eine stattliche Länge erreicht hat und von neuem Zoosporen bilden kann. Die Kerne teilen sich ebenfalls sehr oft, so daß sie in einer älteren Hyph e außerordentlich dicht zusammenliegen.

Wie wir gesehen haben, fehlt bei *Thraustotheca clavata* die erste bewegliche Form der Zoosporen, die bei *Saprolegnia* zu finden ist, wo sie beide Geißeln am vorderen Pol hat. Es ist überhaupt bei den diplanetischen Formen der Saprolegniaceen die Regel, daß das erste Stadium der Zoosporen am vorderen Pol angesetzte und nach vorn gerichtete Geißeln hat, während das zweite Stadium seitlich angesetzte Geißeln besitzt, deren eine nach vorn und deren andere nach hinten gerichtet ist. Die zweite Form schlüpft aus der ersten aus, nachdem diese sich festgesetzt hat. Bei *Thraustotheca* finden wir also nur diese letzte Form wieder, während die erste zurückgebildet ist, d. h. infolge Geißelverlustes nicht mehr schwärmt. Dadurch ist eine Vereinfachung des Entwicklungsganges erreicht. Wir müssen annehmen, daß *Saprolegnia* die primitivere Form und *Thraustotheca* die abgeleitete ist.

Von großem Interesse wäre es, die Species *Pythiopsis cymosa* zu untersuchen. Bei ihr ist die zweite Sporenform noch nicht beobachtet worden. Entweder hat sie nie existiert, oder sie ist durch Rückbildung verlorengegangen. Leider konnte ich *Pythiopsis* trotz großer Bemühungen nicht finden, weshalb sie nicht zur Untersuchung gelangte. Auch Richter fand sie nur sehr selten.

3. Oogonien und Oosporen.

Im Gegensatz zu den Zoosporangien, die meistens am Ende von Haupthyphen oder von starken Nebenhyp hen entstehen, bilden sich die Oogonien am Ende von kurzen, nur ca. 10 μ dicken Trägern, die traubig an stärkeren Hyphen angeordnet sind. Auch hier entsteht am Ende eine Anschwellung, die aber nicht, wie bei den Zoosporangien, eine längliche Form, sondern eine runde annimmt. An lebendem Material kann man verfolgen, wie das Plasma an die Membran wandert und innen eine Vakuole entsteht. Dann konzentriert es sich an bestimmten Stellen, um sich bald abzurunden. Inzwischen haben sich die Antheridien, die am Ende von langen, sich windenden und stark verzweigten, nur 8—10 μ dicken Nebenästen entstehen, an das Oogon gelegt.

Antheridien- und Oogonträger entstehen oft dicht nebeneinander an ein und derselben Hyphe. Die Geschlechtsorgane sind also nicht auf verschiedene Pflanzen verteilt, sondern eine Pflanze entwickelt sowohl männliche als auch weibliche. Ich habe jedoch nur selten beobachten können, daß solche Antheridien sich an die Oogonien anlegen, die ihnen benachbart sind. In der Regel werden die Oogonien von den Antheridien versorgt, die weit ab auf irgendeiner anderen Hyphe ihren Ursprung haben. Die Entfernungen sind meistens so groß, daß man den Verlauf des Antheridienträgers gar nicht bis zu Ende verfolgen kann. Oft ist dies jedoch, besonders in nicht sehr dichten Kulturen, durchaus möglich.

Man kann nach einiger Zeit konstatieren, daß sich eine sehr dicke Wand um die runden Plasmamassen im Oogon, die Oosporen, bildet, womit dann die Entwicklung zu einem Ruhepunkt gekommen ist. In diesem Zustand kann der Pilz Zeiten schlechter Wachstumsbedingungen überdauern. Erst bei günstigen Lebensverhältnissen wächst er weiter.

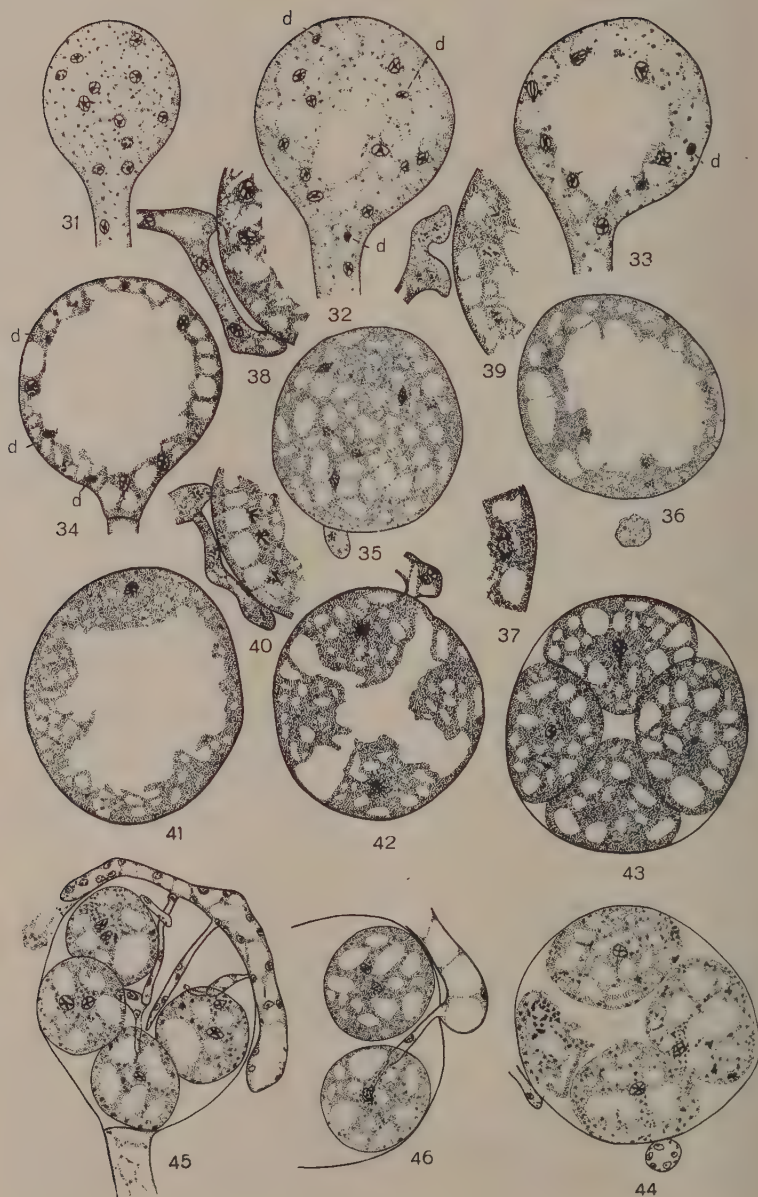
Die Größe der Oogonien wechselt zwischen 40 und 70 μ . Im Durchschnitt beträgt sie 50 μ . Mit ihr schwankt auch die Anzahl der 17—22 μ großen Oosporen, die im allgemeinen einen Öltropfen enthalten, der einen Durchmesser von 11—14 μ besitzt. Bei zunehmendem Alter der Oosporen und besonders bei der Keimung zerfällt dieser jedoch meistens in eine größere Anzahl von kleinen Tropfen.

Vom Beginn der Anschwellung der Hyphe bis zur fertigen Ab- rundung dauert es 4—5 Stunden. Erreicht kein Antheridium das Oogon, so degeneriert der Inhalt, und das Oogon erscheint als helle, inhaltlose Hülle, die eventuell zu neuen Hyphen auswachsen kann. Legt sich jedoch ein Antheridium an das Oogon, so bildet sich zuerst eine dünne Membran, die allmählich stark verdickt wird.

Wenn man Kulturen zur Verfügung hat, die viele Oogonien mit fertigen Oosporen enthalten, so kann man sicher sein, beim Fixieren fast alle Entwicklungsstadien zu treffen. Natürlich darf man nicht eine zu alte Kultur nehmen, denn in dieser sind die Sporen meist alle schon fertig entwickelt, aber es bilden sich keine neuen. Deshalb hat man immer die gleichen Bilder.

Die Schnittpräparate lassen folgendes erkennen:

Wie bei der Entwicklung des Zoosporangiums tritt viel Plasma in die anschwellende Spitze des kurzen Seitenastes ein, der zum Träger des Oogons werden soll (Fig. 31). Mit dem Plasma erscheinen natürlich auch eine Anzahl von Kernen, die sich gleichmäßig verteilen. Die vorhin bei der Beschreibung der Hyphen und Zoosporangien schon er-



wählten groben Körnchen, die auch hier wieder auftreten, hindern einigermaßen die Untersuchung, da sie leicht mit Kernen verwechselt werden können oder solche verdecken. Größe und Inhalt der Kerne sind die gleichen wie bei denen der Hyphen, nur sind sie im allgemeinen nicht so langgestreckt. Ihre Anzahl richtet sich nach der Größe des Oogons, so daß es zwecklos ist, eine Zahl zu nennen. In jedem konkreten Fall kann man sie aber leicht feststellen.

Hat das Oogon seine endgültige Größe fast erreicht, so bildet sich, wie bei den Zoosporangien, innen dadurch eine Vakuole aus, daß die Innenschicht des Plasmas degeneriert. Die Vakuole liegt bei ihrer Entstehung meist etwas exzentrisch, und zwar ist sie nach dem Ansatzpunkt des Stieles verschoben und hat unregelmäßige Form (Fig. 32). Mit dem Plasma scheinen auch einige Kerne zu degenerieren, denn es wandern immer mehr ein, als nachher Sporen entstehen. Man kann bisweilen in den Oogonien Kerne sehen, die kleiner sind als die übrigen und deren Inhalt nicht recht zu erkennen ist (Fig. 32, 33, 34 d). Auch

Fig. 31. Medianer Längsschnitt durch ein junges Oogon. 790 \times .

Fig. 32. Medianer Längsschnitt durch ein erwachsenes Oogon. Beginn der Plasmadegeneration. 790 \times .

Fig. 33 und 34. Mediane Längsschnitte durch ältere Oogonien. Die innere Vakuole vergrößert sich, so daß das lebende Plasma nur noch einen dünnen Wandbelag bildet. Man erkennt neben intakten Kernen auch degenerierende (α). 790 \times .

Fig. 35. Tangentialer Schnitt durch ein Oogon. Die Kernteilungen im Antheridium (unten) verlaufen gleichzeitig mit denen des Oogoniums. 790 \times .

Fig. 36. Medianer Schnitt durch dasselbe Oogon. Unten ein angeschnittenes Antheridium. 790 \times .

Fig. 37. Kernteilung im Oogon. Die Chromosomen rücken an die Pole. 1107 \times .

Fig. 38. Antheridium, längs. Im Oogon hat die Plasmadegeneration noch nicht ihr Ende erreicht. 790 \times .

Fig. 39 und 40. Antheridien, längs. Ihre Kerne und die der Oogonien sind in Teilung. 790 \times .

Fig. 41. Oogonquerschnitt. Das Plasma sammelt sich um die Kerne, von denen nur einer im Schnitt liegt. 790 \times .

Fig. 42. Oogonquerschnitt. Die Plasmamassen, die sich um die Kerne konzentriert haben, sind nur noch durch eine schmale Brücke verbunden. Die Kerne im Antheridium sind wesentlich kleiner als die der Eiballen. Man erkennt an den beiden Kernen die Strahlungen. 790 \times .

Fig. 43. Oogon, quer. Die Eiballen beginnen sich abzurunden. Die Strahlen, die von dem Kern des oberen Eies ausgingen, haben sich zusammengelegt und bilden einen stark gefärbten, unregelmäßigen, länglichen Fleck. 790 \times .

Fig. 44. Oogon, quer. Fortgeschrittenes Stadium der Eiabrundung. Links ein längsgeschnittenes Antheridium, unten ein quergeschnittenes. 790 \times .

Fig. 45. Oogon, längs, mit vier jungen Oosporen. Das Antheridium hat eine Anzahl von Befruchtungsschläuchen getrieben, die die einzelnen Eier versorgt haben. In drei Sporen findet man je zwei Kerne. In einer liegt nur ein Kern im Schnitt. Im Antheridium und in den Befruchtungsschläuchen befindet sich eine große Menge von Kernen. 790 \times .

Fig. 46. Das Antheridium hat einen Befruchtungsschlauch in das Oogon getrieben, der sich einem Ei angelegt hat. Die Schlauchspitze hat sich geöffnet, der männliche Kern ist schon in das Ei eingewandert und hat sich unter den weiblichen gelegt. Sein Weg ist gut zu verfolgen. Auch in dem anderen Ei befinden sich zwei Kerne. 790 \times .

findet man oft große, stark färbbare Körper, die kleiner als Kerne sind, aber größer als die groben Plasmaklumpen. Ich möchte annehmen, daß sie die Reste von Kernen sind. Bei der Untersuchung dieser Vorgänge stört das grobe Plasma sehr, denn man ist nie sicher, ob ein Fleck zum Plasma gehört oder ob er einen degenerierten Kern darstellt. Nur dadurch, daß man Kerne sieht, die am Anfang der Degeneration stehen, kann man mit einiger Bestimmtheit auf diese Vorgänge schließen.

Um diese Zeit bildet sich an der Basis des jungen Oogons eine Wand, die es von dem übrigen Hyphenteil abgrenzt. An lebendem Material kann man sehr schön erkennen, wie sich an dieser Stelle eine helle Zone bildet, in der dann die Querwand entsteht.

Die Umbildung des Plasmas geht inzwischen weiter, und zwar so weit, das die Vakuole den größten Raum des Oogons einnimmt (Fig. 33, 34, 36), wogegen das Plasma nur noch einen dünnen Wandbelag bildet, in dem sich die normal gebliebenen Kerne befinden, die in der Zwischenzeit etwas gewachsen sind. In diesem Stadium findet man meistens schon die Antheridien dem Oogon anliegen. Oft kommen sie aber auch erst später, wenn die Eizellen sich abzurunden beginnen oder schon abgerundet sind. Anscheinend scheiden diese jetzt einen Stoff aus, der chemotaktisch auf die Antheridien wirkt, und die Zeit, die bis zu ihrer Ankunft vergeht, hängt nur noch von der Entfernung ab, die sie zurückzulegen haben.

Nachdem die Vakuole jetzt ihre maximale Größe erreicht hat, treten die Kerne in simultane Teilung ein (Fig. 35, 36, 37). Man kann oft solche Stadien sehen. Es bilden sich deutliche Spindeln, die von einem stärker färbbaren Punkt ausgehen. Wie dieser Punkt entsteht, konnte ich nicht feststellen. Im ruhenden Kern war auch niemals ein Zentralkörper zu sehen, wie Claussen (1908) für *Suprolegnia monoica* angibt. Ob die Spindelpole lediglich dadurch in Erscheinung treten, daß in den Winkeln, die die zusammenlaufenden Fasern bilden, mehr Farbe haften bleibt als an anderen Stellen, wie auch Carlson (1929) meint, möchte ich auf Grund meiner Untersuchungen nicht entscheiden.

Im Äquator der Spindeln ordnen sich die Chromosomen an, deren Zahl ich auf ca. 10 schätze. Die genaue Zahl ist naturgemäß bei der Kleinheit der Kerne nicht anzugeben. Es besteht auch immer noch die Möglichkeit, daß die Chromosomen sich bereits geteilt haben, und daß man die Hälften für Ganze halten könnte. In diesem Falle wäre also die Hälfte, d. h. ca. 5, die normale haploide Zahl. Andererseits kann man bei der geringen Größe der Kerne dicht beieinanderliegende Chro-

mosomen schlecht unterscheiden, so daß die Gefahr besteht, daß man das eine oder andere übersieht.

Die Kerne der Antheridien, die dem Oogon in diesem Stadium der Entwicklung anliegen (Fig. 38) und schon vorher durch eine Wand von dem übrigen Schlauch abgeschnitten wurden, teilen sich gleichzeitig (Fig. 39 und 40). Man sieht in beiden Organen fast die gleichen Bilder.

Von den so entstandenen Tochterkernen im Oogon degeneriert ein Teil. Ob dasselbe auch im Antheridium geschieht, ist schwer zu sagen. Ich möchte es nicht annehmen, da man in einem späteren Stadium außerordentlich viele Kerne in den Schläuchen sieht. Auch sonst habe ich nicht die geringsten Anhaltspunkte dafür gefunden, daß Kerne rückgebildet werden.

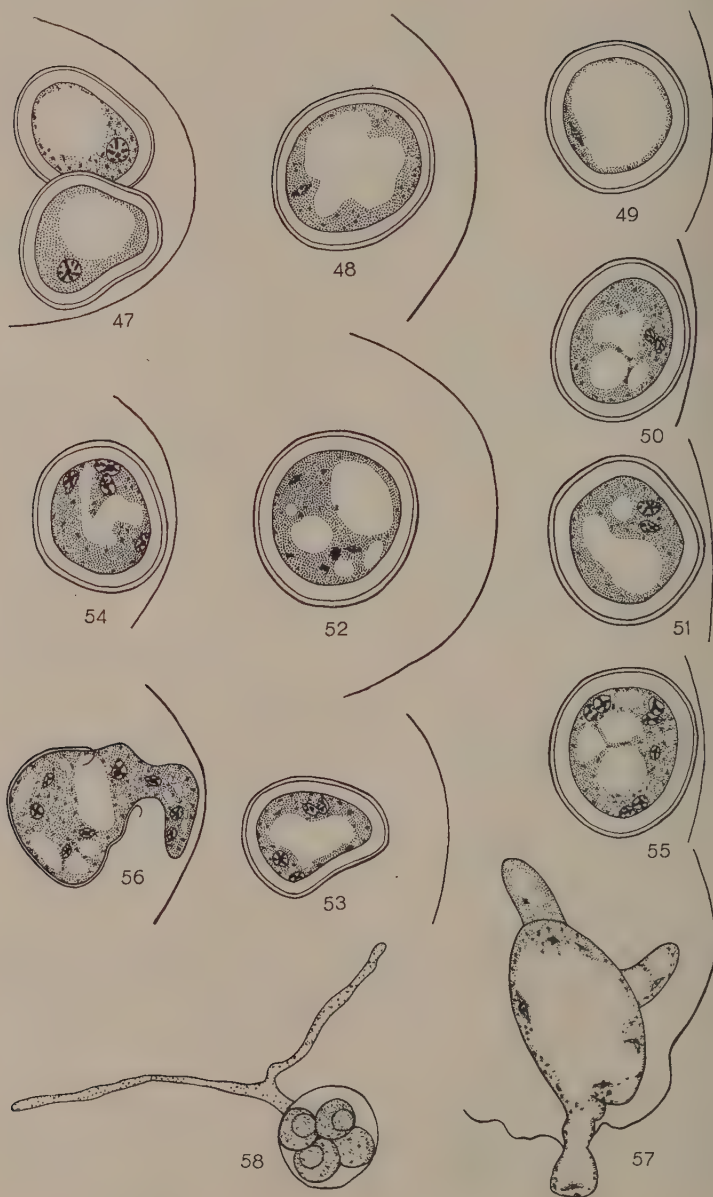
Jetzt beginnt das Plasma des Oogons, genau so wie das der Zoosporangien, sich um die übriggebliebenen Kerne zu sammeln (Fig. 41). In einigen Präparaten konnte ich in diesem Entwicklungszustand die von Claussen (1908), Mäckel (1928) u. a. beschriebene Plasmastrahlung sehen. So zeigt Fig. 42 eine Aufsicht auf diese Strahlung, d. h. man sieht auf die Spitze des Kernes, von der die Strahlen ausgehen. In Fig. 43 scheinen die Strahlen sich zusammengelegt zu haben, so daß im oberen Ei ein stark gefärbter, unregelmäßiger, länglicher Fleck entsteht, der von der Spitze des Kernes ausgeht.

Die Zusammenballung des Plasmas wird immer stärker, so daß die einzelnen, jetzt schon als Eizellen zu bezeichnenden Massen nur noch durch eine schmale Brücke verbunden sind (Fig. 42), die aber sehr bald im Laufe der Weiterentwicklung durchgeschnürt wird. Die jetzt fertigen, immer einkernigen Eizellen haben die Form eines nicht ganz regelmäßigen Ellipsoides, das aber bald etwa Kugelgestalt annimmt (Fig. 43 und 44). Eine Membran ist in diesem Stadium noch nicht festzustellen. Wahrscheinlich dürfte durch die Oberflächenspannung die Form gewahrt werden.

Wenn die Entwicklung der Eizellen bis zu diesem Stadium vorgeschritten ist, treiben die Antheridien Schläuche in das Oogon hinein (Fig. 45 und 46). Es scheint so zu sein, daß für jedes Ei ein besonderer Schlauch gebildet wird, jedoch sieht man bisweilen auch Verzweigungen, die dann weitere Eier versorgen.

Die Schläuche können an jeder beliebigen Stelle in das Oogon eindringen. Tüpfel sind nicht vorgebildet. Sie wachsen bis an ein Ei vor, und hier wird die Spitze durch Auflösung der Wand geöffnet.

Die Befruchtungsschläuche enthalten immer mehrere Kerne, von denen aber nur einer, und zwar der, der an der Spitze liegt, als Be-



fruchtungskern verwandt wird. Dieser tritt durch die Schlauchöffnung in das Plasma des Eies ein und nimmt seinen Weg direkt auf den Eikern zu. Dabei wächst er, der vorher nur einen Bruchteil der Größe des Eikernes ausgemacht hatte, beständig zu dessen Größe heran. Man sieht ihn selten auf seinem Wege, da die Wanderung wohl verhältnismäßig schnell geht. Aber noch lange danach erkennt man den Weg in dem Plasma, das ihn sehr deutlich als einen Streifen zeigt (Fig. 46). Die beiden Kerne legen sich jetzt eng aneinander und verschmelzen nach einiger Zeit. Damit ist die Befruchtung vollzogen. Man erkennt sehr leicht den Unterschied zwischen einem haploiden und einem diploiden Kern an der Größe, die beim haploiden $3,2-3,7\mu$ und beim diploiden $4-4,5\mu$ beträgt.

Nachdem der männliche Kern eingewandert ist, bildet sich eine deutliche sehr dünne Membran, die das Ei nach außen abschließt. Auf sie werden sehr schnell weitere Lamellen von innen aufgelegt, so daß bald eine Wand von 2μ Dicke entsteht, die aus zwei deutlich voneinander unterschiedenen Membranen gebildet wird, einem dünnen Exospor und einem etwa doppelt so dicken Endospor (Fig. 47). Im Inneren sieht man einen großen Öltropfen, der fast die ganze Oospore einnimmt. Er wird natürlich aus den Schnitten durch den Alkohol beim Färben und auch schon vorher beim Fixieren herausgelöst, so daß in Präparaten an seinem Platz sich ein großer leerer Raum zeigt. Der Tropfen hat bei einer Sporengröße von z. B. 20μ einen Durchmesser von 14μ . Das Plasma liegt der Wand dicht an.

In diesem Zustand beginnt für die Oospore die Ruhezeit, die mindestens 20 Tage dauert, aber auch je nach den Lebensbedingungen noch viel länger anhalten kann.

- Fig. 47. Teil eines Oogons mit Oosporen. Die beiden Geschlechtskerne sind verschmolzen und bilden einen größeren diploiden Kern. Die Membran ist sehr dick und besteht aus zwei deutlich unterschiedenen Schichten. Innen befindet sich eine große Vakuole, die in der lebenden Spore Öl enthält. $1660\times$.
- Fig. 48 und 49. Oosporen im Stadium der ersten der beiden Reduktionsteilungen. $1660\times$.
- Fig. 50. Oospore mit zwei haploiden Kernen, direkt nach der Teilung. $1660\times$.
- Fig. 51. Oospore mit zwei Kernen, die die normale Größe erreicht haben. $1660\times$.
- Fig. 52. Zweiter Schritt der Reduktionsteilung in der Oospore. $1660\times$.
- Fig. 53. Vierkernige Oospore kurz nach der Kernteilung. Die Kerne sind noch klein. $1660\times$.
- Fig. 54. Oospore mit vier älteren Kernen von der normalen Größe. $1660\times$.
- Fig. 55. Achkernige Oospore. Im Schnitt befinden sich nur sieben Kerne. Sie liegen paarweise zusammen. $1660\times$.
- Fig. 56. Achkernige Oospore, die einen Keimschlauch getrieben hat. Die äußere Membran ist gerissen. $1660\times$.
- Fig. 57. Keimende Oospore, deren acht Kerne in Teilung begriffen sind, mit drei Schläuchen. Es liegen nur sieben Spindeln im Schnitt, eine ist fortgeschnitten. $1660\times$.
- Fig. 58. Altes Oogon mit einer keimenden Oospore, total. Der Keimschlauch hat sich schon verzweigt. Die drei übrigen Oosporen befinden sich noch in Ruhe. $310\times$.

Das dann wieder beginnende Wachstum kündigt sich an durch zwei schnell hintereinander folgende Teilungen (Fig. 48, 49, 52), die ich als die beiden Schritte der Reduktionsteilung ansprechen möchte. Auf Grund von Zählungen der Chromosomen kann ich jedoch kein solches Urteil abgeben, denn diese ist bei der Kleinheit des Objektes nahezu unmöglich. Aber nach den Größenverhältnissen der Kerne vor (Fig. 47) und nach (Fig. 50 und 51) der ersten Teilung ist unschwer auf eine Reduktion zu schließen, beträgt doch der Durchmesser des diploiden Kernes 4—4,5 μ , während die beiden Kerne, die nach der ersten Teilung in der Oospore zu sehen sind, nur noch einen Durchmesser von 3—3,5 μ aufweisen, also etwa genau so groß sind wie die Kerne in der Eizelle vor der Befruchtung. Auch die Spindeln der ersten Teilung in der Oospore (Fig. 48 und 49) sind größer als die der zweiten (Fig. 52). Und endlich findet im Oogon nur eine Kernteilung statt, wie schon Claussen (1908) und vor ihm Davis (1903) für andere Saprolegniaceen-species angegeben haben, während in der keimenden Oospore die beiden ersten Teilungen ziemlich schnell hintereinander folgen, wovon die erste Teilung scheinbar langsamer als die zweite verläuft, was ja auch ein Charakteristikum der Reduktionsteilung ist. Dies alles läßt mich schließen, daß wir es bei der ersten Kernteilung in der Oospore mit der heterotypischen (Fig. 48 und 49), bei der zweiten mit der homöotypischen (Fig. 52) zu tun haben. Dann folgen weitere Teilungen, die der gewöhnlichen Mitose entsprechen und dazu dienen, die Zahl der Kerne in einem richtigen Verhältnis zu der Größe der Hyphe zu halten.

Die Bildung des Keimschlauches erfolgt meistens, nachdem sich vier bis acht Kerne gebildet haben (Fig. 53 — 56). Es wird entweder ein Schlauch getrieben (Fig. 56) oder aber auch es entstehen mehrere (Fig. 57). Die innere Membran reckt sich und zerreißt die äußere. Man sieht oft die Rißstelle in geschnittenen Präparaten (Fig. 56). Einige Kerne wandern in den Schlauch ein, dessen Plasma sich wieder an die Wand legt. Die Weiterentwicklung geht dann so vor sich, daß der Faden weiter wächst unter Vermehrung des Plasmas und der Kerne, sich verzweigt und am Ende Zoosporangien bildet.

In Fig. 58 sehen wir in einem Oogon eine keimende Oospore, deren Keimschlauch sich schon verzweigt hat. Die drei übrigen Oosporen haben noch keine Schläuche getrieben. In geschnittenem Material kann man erkennen, daß in einem Oogon fast alle Oosporen keimen, wenn überhaupt eine gekeimt ist. Anscheinend beeinflußt diese dann die übrigen.

Es ist mir niemals gelungen, Oosporen im Wasser zur Keimung zu bringen. Alle Versuche, die ich in dieser Richtung ausführte, schlugen

fehl, sowohl Kulturen im hängenden Tropfen mit einzelnen Sporen als auch solche, bei denen ich ganze Hanfsamenkulturen mit einer großen Menge von Oosporen jeden Tag in frisches Wasser brachte. Im ersten Fall führe ich das Fehlschlagen auf Mangel an Sauerstoff und Nahrung zurück, im zweiten Fall auf die Stoffwechselprodukte der Hyphen, da trotz des dauernden Wasserwechsels doch immer noch genügende Mengen dieser Produkte zwischen den einzelnen Fäden gehalten werden.

Die Keimungsversuche gelangen erst, als ich einige Hyphenstücke mit reifen Oosporen auf festen Nährboden pflanzte. Sie mußten allerdings oft umgepflanzt werden, da sich an den Impfstellen eine reichliche Bakterienflora bemerkbar machte, die die Beobachtung sehr störte. Erst auf diesem Wege gelangte ich dann zu einer genügend großen Anzahl von gekeimten Oosporen, die zu schneiden sich lohnte und die dann u. a. die abgebildeten Stadien ergaben.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Das grob gekörnte Plasma der Hyphen ist wandständig und streifig angeordnet. Es besitzt eine große Zahl von Kernen, die mit ihrer Längsachse im allgemeinen in der Richtung der Hyphe liegen. Diese selbst sind am Ende abgerundet und verzweigen sich entweder durch Gabelung der Spitze oder durch Bildung eines Astes, der unter einem Winkel von fast 90° von der Haupthyphe absteht.

2. Die Zoosporangien bilden sich im allgemeinen am Ende der Hyphen. Sie sind anfangs plasmaerfüllt und enthalten viele Kerne. Bald tritt eine Plasmadegeneration im Inneren ein, wodurch das lebende Plasma mit den Kernen an die Wand verlagert wird. Das Plasma ballt sich um jeden Kern zusammen und wird durch zarte Fäden abgeschnürt, die vom Kern ausgehen und drahtkorbartig die Plasmaklumpen umhüllen. Die Zoosporangienwand zerbricht in Schollen, die Zoosporen bleiben aber trotzdem im Zusammenhang. Sie entlassen ein Schwärmstadium, das zwei Geißeln (eine kürzere nach vorn, eine längere nach hinten gerichtete) besitzt und sich plump und träge kurze Zeit bewegt, sich dann festsetzt und auskeimt. Oder aber sie keimen nach Übertragung in ein frisches Medium sofort aus. Dabei teilt sich der Kern, indem er eine typische Spindel bildet. Die Wand reißt nicht, sondern wächst direkt zum Keimschlauch aus.

3. Die Oogonien bilden sich genau so wie die Zoosporangien, nur entstehen sie an einem kurzen, dünnen Seitenzweig. Sie sind auch zunächst plasmaerfüllt und enthalten viele Kerne. Das innere Plasma und ein Teil der Kerne degenerieren, was dazu führt, daß nur noch ein

dünner Wandbelag von Plasma mit einigen Kernen übrig ist. Diese teilen sich einmal simultan. Fast gleichzeitig mit ihnen teilen sich die Kerne der Antheridien, die dem betreffenden Oogon anliegen. Um einige der Oogonkerne sammelt sich das Plasma an und bildet so die Eier. Die Antheridien treiben durch die Oogonmembran Befruchtungsschläuche, die bis zu den Eiern vordringen und je einen Kern an sie abgeben, der mit dem Eikern verschmilzt. Die Oospore bildet dann eine dicke Haut aus, die aus zwei deutlich unterschiedenen Membranen besteht. Nach einer Ruhepause von mindestens 20 Tagen tritt die Reduk-

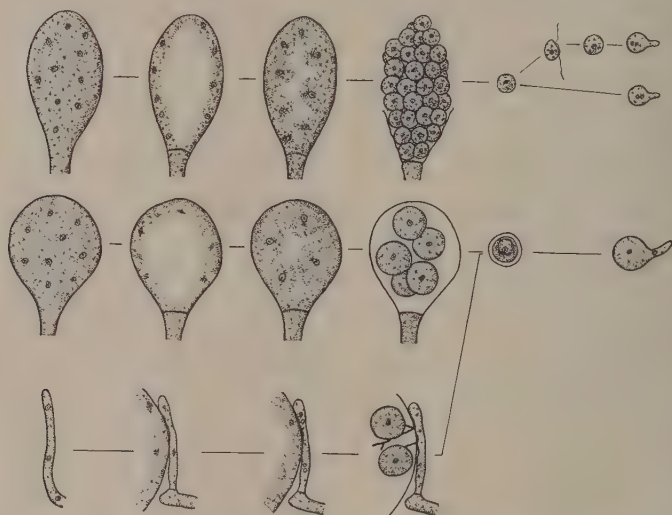


Fig. 59. Darstellung der Homologien der Zoosporangien (oben), Oogonien (Mitte) und Antheridien (unten). Schema.

tionsteilung ein, worauf sich dann bald die innere Membran reckt, die äußere sprengt und einen Keimschlauch bildet.

4. Bei Betrachtung der Entwicklung der Zoosporen und der Eier ist eine weitgehende Übereinstimmung beider festzustellen. Außer einigen kleinen Abweichungen in Form und Lage verläuft sie vollkommen gleichartig. Man kommt so zu dem Schluß, daß Zoosporangien, Oogonien und Antheridien homologe Gebilde sind, d. h. daß sie lediglich durch verschieden weitgehende Differenzierung aus den Hyphen hervorgegangen sind. Kein Organ hat den Hyphencharakter verloren, so daß sowohl Zoosporangien als auch Oogonien unter bestimmten Umständen

wieder zu Hyphen auswachsen können, die ihrerseits fähig sind, entweder die gleichen oder andere Organe zu tragen.

In Fig. 59 sind die gleichen Stadien der Entwicklung rein schematisch nebeneinander gestellt. In der obersten Reihe ist die Zoosporangienbildung, in der mittleren die Oogonentwicklung und unten die der Antheridien dargestellt. Zoosporangien und Oogonien entwickeln sich bis zur Reifung ihrer Sporen völlig gleichartig: Plasma sammelt sich in beiden Fällen in der Spitze einer Hyphe an, degeneriert von innen nach außen, und der Rest konzentriert sich endlich um die vorhandenen Kerne.

Die Homologisierung der Antheridien mit den beiden übrigen Organen ist schwerer durchzuführen, da sie sich in einer ganz anderen Richtung differenziert haben. In ihnen bilden sich keine Zellen, sondern das Endresultat der Entwicklung sind Geschlechtskerne, die durch einen Befruchtungsschlauch zu den Eiern gebracht werden müssen. Deshalb finden wir von einer Degeneration und Zusammenballung des Plasmas nichts. Die Antheridien haben ihren Hyphencharakter in ihrer Form und in ihrem Verhalten noch eher gewahrt als die beiden anderen. Sie treiben am leichtesten Seitenhyphen, und auch die Befruchtungsschläuche sind als solche zu werten.

5. Die Entwicklung kann also schematisch wie folgt dargestellt werden:



Literaturverzeichnis.

1. Claussen, P., Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **26** (Festschrift), 144—161 (1908). — 2. Coker, W. C., and Hyman, O. W., *Thraustotheca clavata*. Mycol. **4**, 87—90 (1912). — 3. De Bary, A., und Woronin, M., Zur Morphologie und Physiologie der Pilze. IV. Reihe: Untersuchungen über die Peronosporéen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze. Frankfurt a. M. 1881. — 4. Höhnk, W., Zur Cytologie der Oogon- und Eientwicklung bei *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret. Abh. d. naturw. Ver. Bremen **29**, 308—323 (1934/35). — 5. Krüger, F., Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae*. Zentralblatt f. Bakt. u. Parasitenkunde **27**, 186—205 (1910). — 6. Pringsheim, N., Weitere Nachträge zur Morphologie der Saprolegnieen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **9**, 191—234 (1874). — 7. Richter, W., Vorarbeiten zu einer Saprolegniaceenflora von Marburg, Flora, N. F. **31**, 227—262 (1937). — 8. Rotherth, W., Die Entwicklung der Sporangien bei den Saprolegnieen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, **5**, 291—349 (1888). — 9. Weston, W. H., The development of *Thraustotheca*, a peculiar watermold. Ann. of. Bot. **32**, 155—173 (1918).

Die weitere sich auf Saprolegniaceen beziehende Literatur ist in diesen Arbeiten aufgeführt.

Die Entwicklung des Leitungssystems im Stengel von *Bidens tripartitus* (L.).

Von László Gráf.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität zu Budapest.
Direktor: Á. Paál.)

Mit 7 Abbildungen im Text.

Im Jahre 1924 erschien eine Arbeit von Kostytschew, in welcher Beobachtungen über die Entstehung der primären wie über die Entwicklung der sekundären Elemente des Leitungssystems der Dikotylen mitgeteilt wurden, die in schroffem Widerspruch zu der herrschenden Auffassung standen. Kostytschew behauptet erstens, daß im Vegetationskegel der von ihm untersuchten 133 *Dikotylen*, mit Ausnahme von 4 Pflanzenarten, keine separaten Prokambiumstränge zu finden sind, sondern ein Prokambiumring. Diese Feststellung warf wieder die Frage nach der Entstehung der primären Leitelemente im Vegetationskegel auf, welche Frage in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts eine der meistumstrittenen der Pflanzenanatomie war. Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur findet man in den Arbeiten Kochs (1891) und Helms (1932a). Es genügt kurz auf folgende zwei gegensätzliche Ansichten hinzuweisen. Nach der einen entsteht das Leitgewebe im Vegetationskegel aus einem einheitlichen meristematischen Gewebering, welchen Karsten (1847) „Kambiumcylinder“, Schacht (1856) „Kambiumring“, Russow (1872) „Desmogenring“ und Sanio (1865) „Verdickungsring“ nennt. Nach der anderen Auffassung bildet sich das Leitgewebe aus anfangs separaten Strängen. Die Hauptvertreter der letzteren Ansicht waren Nägeli (1858), Hanstein (1858), de Bary (1877) und Sachs (1873). Nägeli und Hansteins schematischen Zeichnungen des Bündelverlaufes, hauptsächlich aber den Lehrbüchern von Sachs und de Bary ist es zuzuschreiben, daß die zweite Auffassung die Oberhand gewann. Fälle, bei denen der erste Typus (Ringtypus) beobachtet wurde, werden in den meisten Lehrbüchern nur als Ausnahmen erwähnt.

Kostytschews Arbeit stellte den Ringtypus wieder in den Vordergrund. Auf Grund dessen beschäftigten sich bereits mehrere Autoren mit der Entstehung der Leitgewebe im Vegetationskegel. Halmai (1931) fand bei *Centaureum* die Feststellungen Kostytschews betreffs dieser Pflanze bestätigt. Ebenso zeigten die Untersuchungen Carstens (1931), daß das Leitgewebe im Vegetationskegel der von ihm untersuchten 79 Holzpflanzen nicht aus separaten Prokambiumsträngen, sondern aus einem Prokambiumring entsteht. Helm (1931a) befaßte sich mit dem Differenzierungsvorgang im Vegetationskegel, der zur Bildung der prokambialen Leitelemente

führt. Neuartig in seiner Arbeit ist, daß er in allen von ihm untersuchten Fällen (bei 7 Pflanzen) im Vegetationskegel einen Gewebering fand, dessen Zellen sich weder in der Größe, noch in der Form, sondern lediglich durch ihre stärkere Färbbarkeit von den benachbarten Zellen unterscheiden. Diesen Gewebering nennt er „primären Meristemring“. Er ist nach Helm eigentlich ein in der kreisförmigen Zone nicht differenzierter Rest des Urmeristems, ein totipotenten Gewebe, welches sich durch den Einfluß der Blätter in Prokambiumstränge und Parenchymstrahlen differenziert oder sich in einen Prokambiumring verwandelt. Weiter behauptet Helm, daß viele den primären Meristemring mit dem Prokambiumring verwechselt haben. In einen solchen Irrtum soll auch Kostytschew verfallen sein, als er im Vegetationskegel von *Helianthus*, *Aristolochia*, *Ricinus* und *Arabis* einen Prokambiumring fand. Nach Helms Untersuchungen sollen sich in diesen Pflanzen aus dem primären Meristemring nur Prokambiumstränge bilden. Es ist also möglich, daß das ringförmige Gewebe in den von Kostytschew untersuchten aber von Helm nicht kontrollierten Pflanzen in den meisten Fällen kein Prokambiumring, sondern ein primärer Meristemring ist. — Auf Grund der älteren Literatur erbrachte schließlich Helm den Beweis, daß die Ursache jenes Gegensatzes, der sich aus der Gegenüberstellung des Ring- und des Strangtypus ergibt, hauptsächlich in der unzulänglichen Beschreibung und in der unklaren Nomenklatur zu suchen ist. — Ob das Leitgewebe aus einem Ring entsteht oder nicht, ist nach dem Erscheinen der Arbeit Helms eine Frage von untergeordneter Bedeutung. Die Antwort hängt davon ab, ob wir als Anfangsstadium seiner Entwicklung das primäre Meristemgewebe oder das Prokambiumgewebe annehmen.

Was nun die Fragen anbelangt, die durch Kostytschews Arbeit aufgeworfen wurden, so beziehen sich meine Untersuchungen hauptsächlich darauf, wie der primäre Meristemring entsteht und welchen Verlauf die weitere Differenzierung desselben nimmt. — Ferner befaßte ich mich mit der Frage des sekundären Dickenwachstums des Stengels. — Diesbezüglich sagt Kostytschew, daß der Kambiumring bei den *Dikotylen* größtenteils aus einem Prokambiumring entsteht. Nur in wenigen Pflanzen (in 10 von 133) bildet er sich derart, daß sich die faszikularen Kambiumteile mit interfaszikularen zu einem Ring zusammenschließen. In diesem Falle aber bringt das interfaszikulare Kambium keine Leitelemente hervor.

Sárkány (1934) betonte als erster, daß jener Gegensatz, der bezüglich der Funktion des interfaszikularen Kambiums zwischen der Auffassung von Sachs-de Bary und den Feststellungen Kostytschews besteht, zu klären ist. Durch die an *Ricinus* unternommenen eingehenden Untersuchungen beweist er, daß das interfaszikulare Kambium im Hypokotyl des *Ricinus* ebenso Leitelemente hervorbringt wie das faszikulare Kambium. In diesem Falle also ist die Annahme Kostytschews falsch und die Auffassung Sachs'-de Barys wird bestätigt.

Ungelöst blieb aber das Problem bei den übrigen neun Pflanzen, bei welchen nach Kostytschews das sekundäre Dickenwachstum mittels interfaszikularen Kambium vor sich geht. Kostytschew selbst hat von diesen neun Pflanzen nur drei eingehend untersucht, und zwar: *Cirsium arvense*, *Bidens tripartitus* und *Lathyrus silvestris*. Die anderen beschrieb er hauptsächlich auf Grund von Angaben der Literatur. Obwohl Kostytschew von den erwähnten Pflanzen *Cirsium arvense* am ausführlichsten behandelt, habe ich doch *Bidens tripartitus* zum Gegenstand meiner Untersuchungen gewählt, da meine Arbeit nicht nur die Feststellungen Kostytschews nachprüfen sollte, sondern auch die Entwicklung des Leitgewebes vom Standpunkte der gegenwärtigen Problemstellung aus zum Gegenstand hatte.

Zu solchen Untersuchungen ist *Bidens tripartitus* infolge seiner dekussierten Blattstellung am geeignetsten.

Im Laufe meiner Untersuchungen erschien die Dissertation Dunckers (1935) aus dem botanischen Institut in Utrecht. Duncker befaßte sich ebenfalls auf Grund der Kostytschewschen Arbeit mit dem interfaszikularen Kambium. Er stellt fest, daß die Behauptung Kostytschews betreffs des interfaszikularen Kambiums bei *Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Bidens chrysanthemoides* und *Carthamus tinctorius* nicht zutreffend ist.

Die Arbeiten Sárkány und Dunckers sowie auch meine Beobachtungen widersprechen den Auffassungen Kostytschews ganz entschieden, während Alexandrov (1929) bei *Helianthus* Kostytschew beipflichtete. Es ist kaum anzunehmen, daß diese sich widersprechenden Auffassungen nur durch irrtümliche Beobachtungen entstanden sind, da die Funktion des interfaszikularen Kambiums schon durch einige Querschnitte leicht und sicher festzustellen ist. Wahrscheinlicher ist, daß die Funktion des interfaszikularen Kambiums in derselben Pflanzenart, ja sogar in derselben Pflanze verschieden sein kann.

Methodik.

Ich benütze die anatomische Nomenklatur in jenem Sinne wie Sárkány sie in seiner Arbeit festlegte.

In Bezug auf Methodik ist nicht viel zu sagen. Die von mir hergestellten Schnitte sind größtenteils Mikrotomschnitte von in Paraffin eingebetteten Pflanzenteilen. Die Unterschiede, die nach der Färbung im Gewebe wahrzunehmen sind zeigen sich am deutlichsten bei jenen Schnitten, die mit Hämatoxylin nach Ehrlich gefärbt wurden. Aus stark verholzten Stengeln verfertigte ich die Schnitte ohne Einbettung, wie dies Kisser (1935) als erster empfohlen hat. Die Methode bewährte sich besonders bei Untersuchungen des Verlaufes von Gefäßen, die zu demselben Gefäßbündel gehören. In solchen Fällen bedarf man einer vollständigen, lückenlosen Querschnittserie. Damit die Reihenfolge der Querschnitte keine Störung erlitt, befestigte ich dieselben mit Gummiringen auf dem Objektträger. Die in der Mikrotechnik gebräuchlichen Klebemittel waren wegen der Gefahr des Austrocknens der Schnitte nicht verwendbar. Die mit Gummiringen befestigten Schnitte können auch mit Javellescher Lauge behandelt werden, nur darf man sie nicht in Xylol legen. Da auch dies umständlich und langwierig ist, legte ich die Querschnitte meistens ohne Vorbehandlung gleich in Glycerin-Gelatine. In diesem Falle ist es nicht notwendig, teure Deckgläser zu verwenden, sondern ich benützte Celophanblättchen zur Bedeckung. — Die Zellenzählung geschah mit Hilfe eines Okulargitters bei lückenlosen Querschnittserien.

1. Die Anordnung der Gefäßbündel.

Bei den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Gewebe ist die genaue Kenntnis ihrer Anordnung sehr wichtig. Die Verknüpfung und Anordnung der Gefäßbündel veranschauliche ich an schematischen Bündelverlaufnetzen. Der Bündelverlauf wurde in der üblichen Weise (s. z. B. Lehmberg [1924]) festgestellt. Die eine Abbildung (Fig. 1 A) zeigt das Gefäßbündelnetz des unteren Teiles

einer jungen Pflanze, die andere (Fig. 1 B) dasjenige des oberen Teiles einer älteren Pflanze.

Aus dem Verlauf der Gefäßbündel ist die der dekussierten Blattstellung entsprechende Regelmäßigkeit ersichtlich. Aus jedem Blatt treten drei Bündel in den Stengel ein. Die Blattspurbündel verlaufen eine gewisse Strecke frei im Stengel, dann vereinigen sie sich mit den Nachbarbündeln und bilden die sogenannten vereinigten oder Komplexbündel. Die Keimblätter bilden eine Ausnahme, und auch im Hypokotyl ist die Anordnung der Bündel anders als in den übrigen Internodien.

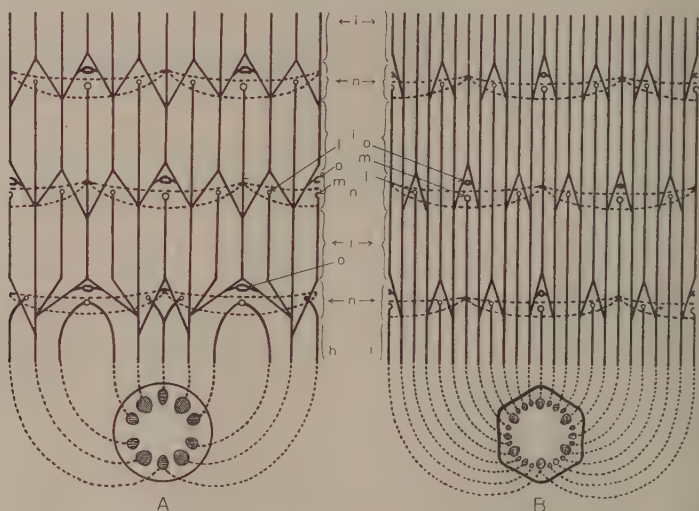


Fig. 1. Gefäßbündelverlauf, A im unteren, B im oberen Teil der Pflanze. *h* oberer Teil des Hypokotyls, *i* Internodium, *n* Knoten, *m* mediale Blattspur, *l* laterale Blattspur, *o* Seitentrieb. Die punktierte Linie im Bündelnetz bezeichnet die Stelle des Blattansatzes.

(Die Anordnung der Gefäßbündel im Hypokotyl wird im Abschnitt über die sekundäre Verdickung ausführlicher behandelt werden.) — Ebenfalls bestehen in der Vereinigung der Gefäßbündel Unterschiede zwischen den unteren und oberen Internodien. In einem unteren Internodium läuft eine Blattspur höchstens bis zur Mitte des nächsten Internodiums frei. Dagegen können wir sie im oberen Teile der Pflanze in einer Länge von zwei und auch mehr Internodien verfolgen, und erst dann vereinigt sie sich mit anderen Bündeln. Die Folge davon ist, daß im unteren Teil der Pflanze die Bündelzahl geringer ist (12—16) als im oberen Teil (16—24). — Die aus den Achselknospen in den

Stengel tretenden Bündel verknüpfen sich noch im Knoten mit den zunächst liegenden Bündeln, und der oben skizzierte Blattspurverlauf erleidet somit keine Veränderung. — In der Zeichnung des Gefäßbündelnetzes sind derartige Details, die die Übersicht stören würden, nicht enthalten, doch muß ich erwähnen, daß die von Hanstein (1857) beschriebenen gürtelförmigen Gefäßbündelverknüpfungen zwischen den lateralen Bündeln der gegenüberstehenden Blätter wirklich vorhanden sind.

* * *

Nach Kenntnis der Anordnung der ausgebildeten Gewebe können wir bezüglich der Entwicklung des Leitgewebesystems folgende Fragen stellen: Wie entstehen die in der oben beschriebenen Weise angeordneten Gefäßbündel? Wie kommt ihre Vereinigung miteinander zustande? Was ist die Ursache jenes Unterschiedes zwischen dem Verlauf der im oberen und unteren Stengelteil sich befindenden Gefäßbündel? — Diese Fragen können nur durch die Untersuchung des Vegetationskegels von Pflanzen verschiedener Entwicklungsstufen beantwortet werden. — Meine Untersuchungen ergeben, daß die Vegetationskegel von Pflanzen mit 1—4 Blattpaaren (die Keimblätter mit eingerechnet) keine Unterschiede zeigen, abgesehen von den durch das Plastochron bedingten Formveränderungen. Die Pflanzen in diesem Entwicklungsstadium nenne ich junge Pflanzen. Ich habe dieselben aus Samen im Freien oder im Glashause gezogen. Ältere Pflanzen nenne ich solche, die 11—14 Blattpaare haben. Diese stehen ungefähr 3 Wochen vor der Blüte.

2. Struktur des Vegetationskegels junger Pflanzen.

Der Vegetationskegel junger Pflanzen ist nicht kegelförmig, sondern flach. Er beginnt sozusagen mit der Verwachsung der Basen der ersten Blattanlagen, und der Querschnitt seines obersten Teiles ergibt sich aus dem Querschnittbild der einander gegenüberstehenden ersten Blattbasen. In ihm ist also die Differenzierung der Gewebe von der Differenzierung des Blattgrundes abhängig. Diese wieder hängt von der Entwicklung der ersten Blattanlagen resp. davon ab, in welchem Stadium des Plastochrons die Pflanze fixiert wurde.

In dem zum Beginn des Plastochrons fixierten Vegetationskegel finden wir die erste Blattanlage noch unentwickelt — ca. 40—50 μ lang —, und in ihrem basalen Teile bemerken wir ein sich stark färbendes halbmondförmiges Gewebe (Fig. 2a₁). Bei der Vereinigung der einander gegenüberstehenden Blätter ergänzen sich die beiden Halbmonde

zu einem Ring (Fig. 2b₁). Dieser ist ein dem Helmschen primären Meristemring analoges Gewebe, da seine Zellen sich nur durch ihre stärkere Färbung von den Nachbarzellen unterscheiden. Etwas weiter unten (ca. 6 μ abwärts) vereinigen sich die Basen des zweiten Blattpaares schon miteinander und mit dem Vegetationskegel (Fig. 2c₁).

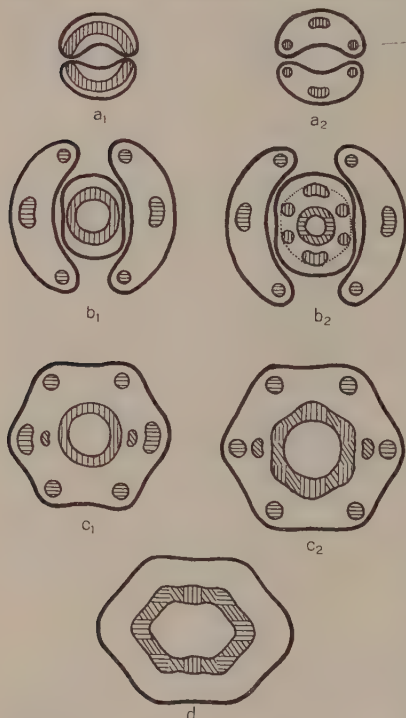


Fig. 2. Die Anordnung der sich stark färbenden Gewebe (schraffiert) in den Querschnitten des Vegetationskegels junger Pflanzen. a₁, b₁, c₁ sind Querschnitte des fixierten Vegetationskegels am Anfang und a₂, b₂, c₂ am Ende des Plastochrons. d Querschnitt des Vegetationskegels unterhalb des zweiten Blattpaares.

Außerhalb des primären Meristemringes befinden sich die 3+3 Prokambiumbündel des zweiten Blattpaares, sowie zwei sich stark färbende Gewebeteile, welche die Stellen der Achselknospen des zweiten Blattpaares bezeichnen. An den folgenden 4—5 Schnitten sehen wir, daß der primäre Meristemring sich erweitert und daß die Bündel des zweiten Blattes in ihn eintreten. Der so entstandene, sich stärker färbende Ring ist an der Stelle der 3+3 Prokambiumbündel etwas breiter als in seinen übrigen Teilen (Fig. 2d). Die sich stark färbenden Zellen sind etwas kleiner als die Zellen des Markes und der Rinde. Dieser Ring ist nur in ein bis zwei Querschnitten von 6 μ Dicke bemerkbar. 50—60 μ unterhalb der Spitze, beim Eintritt der Bündel des dritten Blattpaares, teilt er sich. Dies geschieht in der von Helm beschriebenen Weise: Am Ring entstehen sich schwach färbende

Gewebeteile in Richtung der eintretenden Blattspuren, und die sich stärker färbenden Teile des Ringes treten mit den sich stark färbenden Zellen — welche den Zellen der Achselknospe entsprechen — zwischen die Bündel des dritten Blattpaares. Das Resultat ist scheinbar wieder ein meristematischer Ring, in welchem wir aber bei stärkerer Vergrößerung stärker gefärbte Teile durch schwächer gefärbte Parenchymzellen von-

einander getrennt sehen. Wie Längsschnitte zeigen, sind die stärker gefärbten Gewebeteile Prokambiumbündel.

Wurde der Vegetationskegel am Ende des Plastochrons fixiert, so ist die erste Blattanlage nicht nur größer — 280—350 μ lang —, sondern auch differenzierter. Undifferenziertes Urmeristem finden wir nur im oberen Teile der Blattanlagen. Im basalen Teile dagegen, unmittelbar vor dem Eintritt in den Kegel, befinden sich die sich stark färbenden Zellen in drei Gruppen (Fig. 2a₂). In der Höhe der Verwachsung dieser Blattbasen zeigt der Querschnitt des Vegetationskegels ein anderes Bild (Fig. 2b₂) als im Anfang des Plastochrons (Fig. 2b₁). Die Ursache des Unterschiedes liegt nicht nur in der verschiedenen Differenzierung der Blattbasen, sondern auch darin, daß in diesem Stadium die Stelle der Achselknospen der ersten Blattanlage durch sich stark färbende Zellen bezeichnet wird (diagonal schraffierte Teile des Ringes). Ebenfalls finden wir sich stark färbende Zellen an der Stelle des sich als nächstes bildenden Blattpaares (waagrecht schraffierte Teile des Ringes). Diese Zellen, welche die Achselknospen und die neuen Blattanlagen hervorbringen, stehen in diesem Stadium auf gleicher Höhe des Vegetationskegels. Sie berühren sich an beiden Seiten und bilden so einen sich stark färbenden Ring, der im oberen Teile des Vegetationskegels innerhalb der 3—3 Prokambiumbündel der ersten Blattanlage sichtbar ist (Fig. 2b₂). Auch er ist ein primärer Meristemring, doch ist zu bemerken, daß er mit dem im ersten Fall beschriebenen Meristemring nicht identisch ist, da dieser während des Plastochrons in Stücke zerfällt. (Die punktierte Linie in Fig. 2b₂ würde seinem äußeren Rande entsprechen.) Im übrigen aber sind die Verhältnisse jenen ähnlich, wie sie sich bei der Fixierung des Vegetationskegels am Anfange des Plastochrons ergeben. Die sich stärker färbenden Zellen des Ringes plazieren sich zwischen die Prokambiumbündel des schon ausgebildeten Blattes. Aus diesem Grunde finden wir ca. 30—40 μ unterhalb des Vegetationspunktes wieder einen in der Färbung homogen erscheinenden Ring (Fig. 2c₂). Einige μ abwärts entstehen auch in diesem Ringe sich schwächer färbende Stellen, und es beginnt der Eintritt der prokambialen Bündel des zweiten Blattpaares. Unterhalb des zweiten Blattpaares bemerken wir einen sich entwickelnden primären Meristemring (Fig. 2d). Unterhalb der Eintrittsstelle des dritten Blattpaares aber treten zwischen den Prokambiumbündeln kleinlückige, sich schwach färbende Parenchymzellen auf (Fig. 3).

Der Vergleich der am Anfang und Ende des Plastochrons fixierten Vegetationskegel zeigt also, daß im oberen Teile des Vegetationskegels

die Anordnung und Differenzierung der das Leitungssystem hervorbringenden Gewebe je nach der Entwicklung des ersten Blattpaares verschieden ist. Diese Veränderungen stehen in erster Linie mit der Gewebedifferenzierung des Blattgrundes in engem Zusammenhang. Die Differenzierung selbst besteht — wenn wir nur die den kolloidalen Zustand der Zellen bezeichnende Färbung in Betracht ziehen — darin, daß einzelne Zellen ihre stärkere Färbbarkeit verlieren. Daraus ergibt sich, wie wir wissen, daß das sich stärker färbende Gewebe zuerst in der Gestalt eines Halbmondes, dann in der Gestalt von drei Flecken im Blattgrunde zu sehen ist. Letzteres hängt wahrscheinlich mit der dreifachen Gliederung des Blattes zusammen. — Auch einige μ unter-

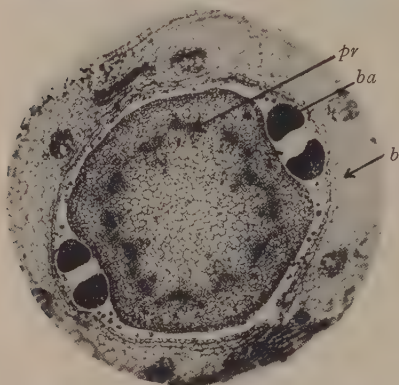


Fig. 3. Querschnitt durch den Vegetationskegel einer jungen Pflanze unterhalb des dritten Blattpaares. *pr* Prokambiumbündel, *b* Blatt, *ba* Blatt der Achselknospe. Vergr. 40fach.

halb der Blattbasis im primären Meristemring des Vegetationskegels bleibt die stärkere Färbung nur stellenweise, und zwar an der Stelle der drei resp. sechs Blattspuren; ferner noch an vier weiter innerhalb sich befindenden Stellen, die so eng beieinander liegen, daß sie zu einem Ring zusammenfließen (Fig. 2 *b*₂). Oberhalb dieser vier Stellen geht die Entwicklung der zwei Achselknospen resp. des danach folgenden Blattpaares vor sich. Wir sehen also, daß die Anordnung der primären Meristemgewebe mit der Anordnung der entstehenden Blätter und Achselknospen

zusammenhängt. Da aber in den jungen Vegetationskegeln des *Bidens* sich stark teilende Urmeristemzellen eigentlich nur in diesen Blattanlagen vorhanden sind, können wir behaupten, daß der im Stengel durch eine starke Färbung zum Ausdruck kommende primäre Meristemcharakter nur unterhalb der sich stark teilenden Urmeristemzellen verbleibt. Wir sind also berechtigt den Schluß zu ziehen, daß von den sich stark teilenden Urmeristemzellen Wirkungen basipetaler Richtung ausgehen, welche die Färbbarkeit der ursprünglich sich gleich stark färbenden primären Meristemringe nur in den unterhalb liegenden Stellen aufrecht erhalten, während die starke Färbbarkeit der nicht unter diesen Wirkungen stehenden Zellen bald verloren geht. Im obersten Teile des Vegetationskegels behält das primäre Meristem-

gewebe immer die Form eines Ringes. Doch hat der Vegetationskegel auch solche Abschnitte, in welchen die sich stärker färbenden Gewebe des Ringes nur in zusammenhanglosen Teilen zurückbleiben. Die zwischen diesen sich befindenden, aus schwächer gefärbtem Parenchymgewebe bestehenden Blattlücken kommen in der Richtung der eintretenden Bündel zustande. Helm (1932 a) erklärt dies so, daß von den eintretenden Bündeln Wirkungen ausgehen, welche diese Blattlücken im primären Meristemring hervorbringen. Doch ist es auf Grund

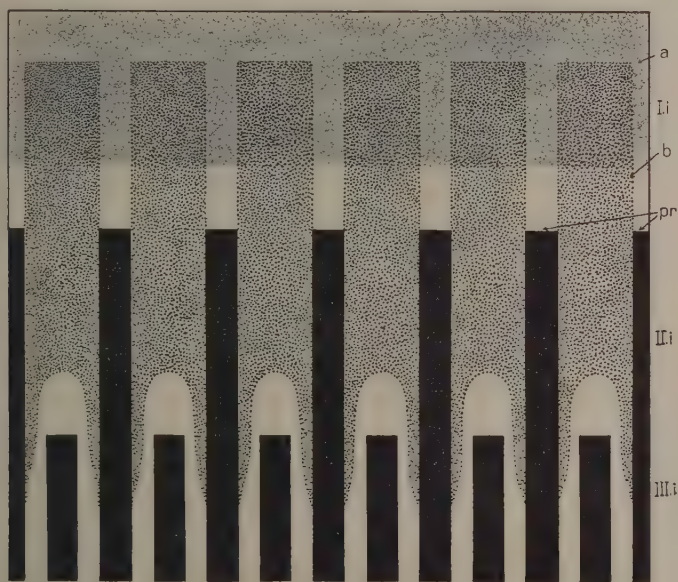


Fig. 4. Lage der sich stark färbenden Gewebe im ausgebreiteten Bündelnetz der obersten Teile des Vegetationskegels. *i* Internodium, *a* und *b* sich stark färbende Gewebe, *pr* Prokambiumbündel.

der oben angeführten Tatsachen wahrscheinlicher, daß die schwächere Färbung dieser Blattlücken auf den Mangel an einer stärkeren Färbung bedingenden basipetalen Einwirkungen zurückzuführen ist. Fig. 4 zeigt uns an einem ausgebreiteten Bündelnetz des obersten Teiles eines Vegetationskegels die Lage des primären Meristemgewebes in jenem Stadium des Plastochrons, da die Blattlücken an der Eintrittsstelle des zweiten Blattpaares gerade zur Entwicklung kommen. In dieser Abbildung trenne ich die einzelnen Teile des primären Meristemgewebes durch verschiedene Punktierung voneinander, und zwar in der Weise,

wie nach meiner Auffassung ihr primärer Meristemcharakter verursacht wird. Danach würde das Urmeristem, welches die Achselknospen sowie das darauffolgende Blattpaar zustande bringt, im Verlauf des ganzen Ringes nur im ersten Internodium eine Wirkung ausüben (*a* in Fig. 4). Die Einwirkung des jüngsten Blattpaares würde die stärkere Färbung der Gewebe in 3 + 3 Richtungen verhindern (*b* in Fig. 4). Diese Wirkung würde sich auch über das erste Internodium hinaus erstrecken, da die Zahl der Urmeristemzellen im ersten Blattpaare wesentlich größer ist als im Vegetationspunkt. Die Gewebe im unteren Teile des ersten Internodiums, welche sich zwischen den sechs aus primärem Meristemgewebe bestehenden Strängen befinden, stehen nicht unter der Einwirkung der sich teilenden Zellen. Darum kommen an diesen Stellen nach meiner Auffassung jene sich schwach färbenden Blattlücken zustande, deren Entstehung Helm den Wirkungen der eintretenden Bündel zuschreibt. Die eintretenden Prokambiumbündel (*pr* in Fig. 4) begrenzen demnach die Parenchymblattlücken nur von unten, ohne daß sie auf ihre Entstehung irgendeinen Einfluß ausüben würden.

3. Struktur des Vegetationskegels einer entwickelten Pflanze.

Im Laufe der Entwicklung vergrößert sich der flache, kaum einige μ hohe Vegetationspunkt einer jungen Pflanze stufenweise. (Unter dem Vegetationspunkt verstehen wir den über der ersten Blattanlage liegenden Teil des Vegetationskegels.) Er kann bei entwickelten Pflanzen eine Höhe von 75—80 μ erreichen. Aus dem unteren Teil des Vegetationspunktes entstehen die Blattanlagen und beim Zustandekommen eines Blattpaares entwickelter Pflanzen wird rund der fünfte Teil der Masse des Vegetationspunktes verbraucht, während bei der jungen Pflanze die ganze Masse des Vegetationspunktes zur Bildung der neuen Blattanlage verwendet wird. Aus diesen Verschiedenheiten folgt dann (nach Schüepp [1916]), daß bei einer entwickelten Pflanze das Plastochron kürzer ist als bei einer jüngeren. Ein älterer Vegetationspunkt ersetzt nämlich schneller das verbrauchte Fünftel als ein junger die ganze Masse. — Nach meinen Beobachtungen beträgt das Plastochron bei jungen Pflanzen durchschnittlich 8 Tage, bei älteren 5—6 Tage. Das Erscheinen der Blattpaare in kürzeren Zeiträumen hat — was uns in diesem Falle besonders interessiert — zur Folge, daß die ersten Blattanlagen beim Erscheinen des nächstfolgenden, also am Ende des Plastochrons, noch nicht den Grad der Entwicklung zeigen, den sie am Vegetationskegel einer jungen Pflanze in demselben Stadium des Plastochrons bereits erlangt haben. Bei einer jungen Pflanze beträgt die Länge der

ersten Blattanlage 500—600 μ , bei älteren nur ca. 150 μ , wenn sich an der Spitze die nächste Blattanlage bildet resp. zum Vorschein kommt. So ist es erklärlich, daß wir bei entwickelten Pflanzen in der Basis der ersten Blattanlagen auch am Ende des Plastochrons lediglich solche meristematische Zellen finden, die keine Färbungsdifferenzen aufweisen. Da die Differenzierung der Blattbasen sich im Verlaufe des Plastochrons nicht wesentlich verändert, wird die Differenzierung der Gewebe im oberen Teil des Vegetationskegels während des Plastochrons keine derartigen Veränderungen zeigen, wie im Vegetationskegel junger Pflanzen. Deshalb können wir bei der Untersuchung der Struktur des Leitgewebesystems einer älteren Pflanze von einer Berücksichtigung des Plastochrons absehen.

Der Vegetationspunkt besteht — wie schon gesagt wurde — lediglich aus Urmeristemzellen. Gemäß ihrer Anordnung lassen sich am Vegetationspunkt zwei Schichten unterscheiden: die aus zwei bis drei Zellenschichten bestehende Tunica und das innerhalb derselben befindliche Corpus, dessen Zellen eine unregelmäßige Anordnung aufweisen.

Die ersten Spuren einer Differenzierung in der Färbung sehen wir in der Insertionsebene der ersten Blattanlage. In dieser Höhe sind die Zellen des Corpus sowohl größer wie auch schwächer gefärbt als die Zellen der Peripherie. Das sich stark färbende meristematische Gewebe umhüllt also in dieser Höhe mantelartig die größeren Zellen des Markes. Unmittelbar unterhalb des zweiten Blattpaares hat aber auch die äußere Schicht der Tunica ihre stärkere Färbbarkeit verloren, und das sich stark färbende meristematische Gewebe zeigt die Form eines Ringes. Aus diesem meristematischen Ring entsteht das Leitgewebesystem eines Internodiums. Auf der Höhe des dritten Knotens sind die Verhältnisse den am Vegetationskegel junger Pflanzen beschriebenen gleich. Im primären Meristemring entstehen in der Richtung der eintretenden Bündel aus sich schwächer färbenden Parenchymzellen bestehende Lücken, welche den Ring in sechs Teile teilen. Diese sechs sich stark färbenden Gewebeteile, sowie auch die sich stark färbenden Zellen der Achselknospen des dritten Blattpaares ordnen sich zwischen die prokambialen Bündel des dritten Blattpaares ein. Unterhalb der Höhe der Insertionsebene des dritten Blattpaares finden wir wieder einen sich stark färbenden Ring, der sich an der Stelle der Bündel dieses Blattpaares etwas erweitert. In dieser Höhe sehen wir am Vegetationskegel einer jungen Pflanze schon durch Parenchymzellen getrennte Prokambiumbündel, während bei entwickelten Pflanzen solche erst unterhalb der Höhe des vierten Blattpaares auftreten. Dieser Unterschied

wird noch augenscheinlicher, wenn wir denjenigen Teil des Vegetationskegels einer jungen und einer entwickelten Pflanze messen, in welchem der primäre Meristemring noch auffindbar ist. Er ist im Vegetationskegel junger Pflanzen von der Spitze abwärts auf einer Strecke von $140\ \mu$, bei älteren Pflanzen dagegen auf einer Strecke von $500\ \mu$ zu finden. — Wenn wir in Betracht ziehen, daß das nicht differenzierte Urmeristem im oberen Teil des Vegetationskegels einer jungen Pflanze durchschnittlich aus 4—500, das einer älteren Pflanze aber aus ca. 2500—3000 Zellen besteht, kommen wir zu dem Schluß, daß zwischen der größeren Zellenzahl des Urmeristems und der stärkeren Ausbreitung des Meristemringes irgendein Zusammenhang besteht. Dafür spricht auch jene Beziehung, welche wir bei einer jungen Pflanze zwischen den sich stark teilenden Partien des Vegetationspunktes und den primären Meristemzellen festgestellt haben.

Der Anordnung der primären Meristemzellen im Vegetationskegel kommt, wie wir sehen werden, beim Bündelverlauf und bei der Bündelverknüpfung eine große Bedeutung zu. Aus diesem Grunde haben wir uns eingehender damit befaßt.

Die Untersuchung über die Anordnung und Verknüpfung der im Vegetationskegel entstandenen Prokambiumbündel zeigt sowohl bei jungen wie bei entwickelten Pflanzen, daß der Verlauf der Prokambiumbündel der gleiche ist wie der Verlauf der Gefäßbündel im entsprechenden ausgewachsenen Stengelteil. Diese Feststellung bestätigt einerseits die bekannte Tatsache, daß sich an der Stelle eines jeden primären Gefäßbündels vorher Prokambiumbündel befunden haben, andererseits weist sie auch darauf hin, daß die Frage des Verlaufes und der Verknüpfung der Gefäßbündel durch die Untersuchung der Entstehung und Verknüpfung der Prokambiumbündel beantwortet werden kann. In den nächsten Abschnitten wird diese Frage behandelt.

4. Die Entstehung und Verknüpfung der Prokambiumbündel.

Die Ausbildung der Prokambiumbündel beginnt im Blattgrund, wenn die Länge der Blätter ca. $200\ \mu$ beträgt. Von hier aus laufen die Prokambiumbündel im meristematischen Gewebe des Stengels abwärts, so daß sich die folgenden, in Richtung des Bündelverlaufes befindlichen Zellen ebenfalls zu Prokambiumzellen entwickeln. Im primären Meristemring bilden sich also nur in der Richtung der Blattspuren, den entwickelten Blättern entsprechend, Prokambiumbündel.

Die Prokambiumbündel bestehen aus langgestreckten, kleinlückigen, sich stark färbenden Zellen. In solchen von Blättern verschiedener Ent-

wicklung ist die Länge der prokambialen Zellen auch verschieden. Die vollständige Ausbildung der Prokambiumbündel hält gleichen Schritt mit der Ausbildung der Blätter und erfolgt kontinuierlich in der ganzen Länge des Bündels. Die Länge der prokambialen Zellen beträgt sowohl im Blattgrund als auch im Stengel zum Beginn der Entwicklung 25 bis 30 μ , im Stadium der Entwicklung der ersten Tracheen 50—60 μ .

Die jungen Prokambiumbündel laufen sowohl in den jungen (Fig. 5 A) als auch in den entwickelten Pflanzen (Fig. 5 B) auf eine gewisse Strecke frei im Vegetationskegel und vereinigen sich dann mit

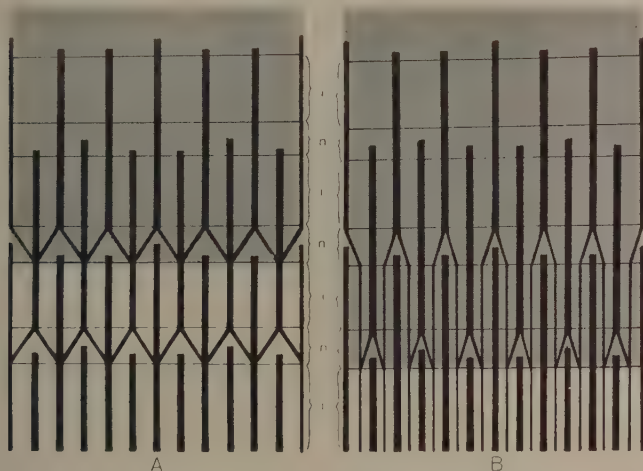


Fig. 5. Verlauf der Prokambiumbündel im Vegetationskegel, A junger, B älterer Pflanzen. *i* Internodium, *n* Knoten. Der punktierte Teil bezeichnet sich stark färbende Gewebe (Primärmeristem).

älteren Bündeln. Alle sechs Bündel des jüngsten Blattpaares gabeln sich, nachdem sie zwei Internodien — vom Eintritt der Bündel an gerechnet — durchlaufen haben (Fig. 5). — Stehen die Blätter einander nicht kreuzweise gegenüber, wie dies im oberen Teil stark entwickelter Seitentriebe häufig vorkommt, so kann die Gabelung der Bündel auch unterbleiben, und die eintretenden Bündel bewirken lediglich eine kleinere oder größere Verschiebung der jungen Bündel.

Bei jungen Pflanzen vereinigen sich die Prokambiumbündel, welche sich im zweiten Knoten — von ihrem Eintritt an gerechnet — gabeln, noch in demselben Knoten mit den benachbarten Bündeln (Fig. 5 A). Bei älteren Pflanzen dagegen laufen die Halbbündel noch ein drittes

Internodium hindurch frei abwärts und verknüpfen sich erst dann mit den benachbarten älteren Bündeln (Fig. 5 B). Die Prokambiumbündel vereinigen sich also sowohl bei jüngeren wie auch bei älteren Pflanzen in jenem Knoten mit den benachbarten Bündeln, welcher die untere Grenze des primären Meristems bildet. Hieraus ist ersichtlich, daß zwischen der Ausdehnung des primären Meristemgewebes und dem Verlauf der Prokambiumbündel ein enger Zusammenhang besteht. Daran erinnern uns auch jene die *Gramineen* betreffenden Feststellungen Miltényis (1931), wonach die Prokambiumbündel in dem sich stark färbenden Meristem des Vegetationskegels zustande kommen und der Verlauf der Bündel in erster Linie durch die Anordnung dieser sich stark färbenden Gewebe bestimmt wird. Auch nach den an *Koniferen* gemachten Versuchen Barthelmess' (1935) entstehen die Prokambiumbündel in sich stark färbenden Geweben. Jedoch erwähnen weder Miltényi noch Barthelmess, daß zwischen der Ausdehnung der sich stark färbenden Gewebe und dem freien Verlauf der Prokambiumbündel resp. ihrer Vereinigung mit anderen älteren Bündeln ein Zusammenhang bestände. Barthelmess nimmt als Ursache der Vereinigung der Prokambiumbündel lediglich an, daß das jüngere Bündel während seines Verlaufes nach abwärts auf ältere Bündel stößt. — Auf diese Weise, d. h. lediglich auf Grund räumlicher Vorstellungen kann man die Verknüpfung der Bündel bei *Bidens* nicht erklären. Auch Alexandrov (1929) ist der Ansicht, daß die Nähe der Bündel noch keine Erklärung für ihre Verknüpfung ist. Er fand wohl, daß bei *Helianthus* die Vereinigung der abwärts laufenden Bündel im Stengel dort vor sich geht, wo sie durch die eintretenden Bündel je eines Blattes einander sozusagen näher geschoben werden, setzt aber hinzu: „Doch genügt zum Verschmelzen ein einfaches Verschieben der Bündel nicht. Zweifellos entwickeln sich in den Knoten irgendwelche Reize, welche die Basalenden der Blattspurstränge zwingen, mit den benachbarten Bündeln zu verschmelzen.“ Wenn wir das Netz des Bündelverlaufes bei *Bidens* (Fig. 1) genau betrachten, drängt sich uns ebenfalls der Gedanke auf, ob die Vereinigung der Bündel nicht auch in diesem Falle durch ähnliche Reize in den Knoten verursacht wird. Ziehen wir aber in Betracht, daß im Vegetationskegel zwischen der Vereinigung der Prokambiumbündel und der Erweiterung des primären Meristemringes ein enger Zusammenhang besteht, so brauchen wir derartige Reize nicht vorauszusetzen, da wir auch eine andere Erklärung finden.

Die Entwicklung des Prokambiumbündel geschieht aller Wahrscheinlichkeit nach unter der Einwirkung der sich entwickelnden Blätter,

welche Annahme auch durch die Untersuchungen Helms (1932 b) unterstützt wird. Diese Einwirkung kann stofflicher Natur sein. — Den Weg, den dieser Stoff nimmt, sowie seine Wirkung können wir auf Grund des Zusammenhanges zwischen Prokambiumverlauf und primärem Meristem bei *Bidens* folgendermaßen vorstellen: Der Stoff strömt — der Dreigliedrigkeit des Blattes gemäß — in drei Strömen durch die sich stark färbenden Gewebe des Blattgrundes dem Stengel zu. Als Folge entwickeln sich im Blattgrund drei Prokambiumbündel. Im Stengel, und zwar ebenfalls in dem sich stark färbenden Gewebe, also im primären Meristemring, läuft der Stoff in drei, resp. das gegenüberstehende Blatt mit eingerechnet, in sechs scharf begrenzten Strömen — ohne seitliche Zerstreuung — abwärts. In seinem Gefolge entwickeln sich die 3 + 3 prokambialen Blattspurbündel des diesbezüglichen Blattpaares. Dieser abwärts laufende Strom weicht sowohl den schon differenzierten, wie den sich schwach färbenden Geweben aus. Somit bewirken die in der Richtung der eintretenden Bündel befindlichen, sich schwach färbenden Parenchymgewebe (Blatlücken) in den folgenden Knoten eine Gabelung des Stromes. Dort, wo der primäre Meristemring aufhört, schwenkt der abwärts diffundierende Strom in Richtung der benachbarten älteren Prokambiumbündel seitwärts ab, und das durch die Wirkung des Stromes entstehende Prokambiumbündel vereinigt sich mit einem älteren. — Infolge der größeren Ausdehnung des primären Meristemringes im Vegetationskegel einer älteren Pflanze wird der freie Verlauf des Stromes nach abwärts resp. der freie Bündelverlauf bei einer älteren Pflanze länger sein als bei einer jüngeren.

Wenn wir also annehmen, daß die Ausbildung des Prokambiums durch einen Stoff bewirkt wird, der aus den sich entwickelnden Blättern abwärts strömt, brauchen wir nur noch zwei Voraussetzungen zu Hilfe zu nehmen, um auch das Wie des Bündelverlaufes erklären zu können. Erstens: Der wirkende Stoff strömt lediglich abwärts ohne seitliche Zerstreuung. Zweitens: Er diffundiert aus dem sich stark färbenden Gewebe nicht heraus.

5. Entwicklung der Gefäßbündel.

Die Ausbildung der Leitelemente beginnt bei jungen Pflanzen in den Prokambiumbündeln des zweiten, bei älteren Pflanzen in denen des dritten oder vierten Blattpaares. An der inneren Seite der Prokambiumbündel vergrößert sich der Durchmesser einzelner Zellen. In diesen Zellen entstehen in tangentialer Richtung neue Zellwände. Die Tochterzellen — häufig nur die inneren — teilen sich wieder in tangen-

tialer Richtung und so entstehen an der inneren Seite der Prokambiumbündel radiale Zellreihen. Aus den inneren Zellen dieser radialen Reihen bilden sich die ersten Tracheen. Die Zellen der in der Richtung der zuerst entstandenen Tracheen fallenden Zellenreihe entwickeln sich später ebenfalls zu Tracheen. In den jungen, in Entwicklung stehenden Blattspuren finden wir die Tracheen in den meisten Fällen in drei radialen Zellreihen angeordnet. Bis zur vollen Ausbildung der Gefäßbündel erhöht sich die Zahl der radialen Tracheenreihen auf fünf bis sechs. Das zwischen den Tracheen eingebettete Parenchym des Bündels verholzt nicht. — Mit der Entwicklung des Holzteiles erfolgt zu gleicher Zeit die Ausbildung des Kambiums und des Bastteiles. Das Kambium kommt so zustande, daß sich an der inneren Seite des Prokambiumbündels alle Zellen allmählich tangential zu teilen beginnen und so eine sich weiter teilende Schicht entsteht, deren Zellen in radialen Reihen stehen. Diese Schicht ist das faszikulare Kambium. Der größere Teil des Prokambiumbündels wird zur Bildung von Bast und Faserelementen verbraucht. Besonders stark sind die Faserstränge der Blattspurbündel.

Die Bündel des fünften oder sechsten Blattpaares können schon als voll entwickelte Bündel betrachtet werden. Viele Faserelemente, kaum wahrnehmbares Leptom, drei bis fünf freihiges Kambium, weithumige in radialen Reihen angeordnete Tracheen (10—20 an der Zahl) charakterisieren die Blattspurbündel des *Bidens*. Zwischen den Blattspurbündeln befinden sich die aus der Vereinigung mehrerer Bündel hervorgegangenen Komplexbündel. Ihre Faserstränge sind kleiner und stehen in drei bis vier Gruppen. In ihrem Holzteil sind die Tracheen nicht in radialen Reihen angeordnet. Auch das zwischen den Tracheen befindliche Parenchym ist verholzt.

In den Blattspurbündeln der gut entwickelten Blätter bringt das Kambium nur wenige Tracheen hervor. Deshalb finden wir bei älteren, aber noch nicht im sekundären Dickenwachstum stehenden Stengeln, daß der äußere Teil des Holzes ihrer Blattspurbündel hauptsächlich aus Holzparenchym und wenig Tracheen besteht. — Die Holzteile der Komplexbündel sind an Tracheen um so reicher, je mehr Blattspuren sie enthalten.

*

*

*

Die Versuche Josts (1932) über die Regeneration der Vegetationskegel von Wurzeln ergaben, daß von den schon ausgebildeten Holzteilen eine Wirkung in akropetaler Richtung ausgeht, welche die Verholzung der noch nicht differenzierten Zellen determiniert.

Mich interessierte die Frage, ob die Feststellungen Josts auch auf den Differenzierungsprozeß der Vegetationskegel des Stengels anwendbar sind. D. h., geht die Ausbildung der neuen Xylemelemente von den schon vorhandenen aus in akropetaler Richtung vor sich oder ist ihre Entstehung unabhängig von den schon vorhandenen?

Nach den Angaben der diesbezüglichen Literatur (von der ältesten abgesehen) beginnt die Entwicklung der Bündel in der Blattbasis und setzt sich in basipetaler Richtung fort. Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß die Ausbildung der verholzten Elemente von den schon im Stengel vorhandenen Verholzungen unabhängig ist. Da aber diese Beobachtungen nicht vom Gesichtspunkt obiger Frage aus ausgewertet wurden, waren neue Untersuchungen notwendig, um den Sachverhalt endgültig zu entscheiden. — Um dieses Ziel zu erreichen, nahm ich eingehende Untersuchungen an lückenlosen Querschnittserien des Vegetationskegels vor. Ich beobachtete, wo die Tracheen der in Entwicklung befindlichen Gefäßbündel enden, resp. wo sie ihre Fortsetzung haben, wenn man sie im Stengel von oben nach unten verfolgt. Ich fand, daß in den Blattspuren die Zahl der verholzten Tracheen von der Blattbasis an bis zur Vereinigung des Bündels mit anderen Bündeln in den meisten Fällen unverändert bleibt. Verfolgt man dagegen ihren weiteren Verlauf in den durch Vereinigung entstandenen Komplexbündeln, so bemerkt man eine Abnahme der Zahl der verholzten Tracheen. In vielen Fällen können wir auch beobachten, daß in den Wänden der verholzten Tracheen die Intensität der Verholzung von oben nach unten stufenweise abnimmt. Dies kann man sehr gut an der Färbung der verholzten Zellwände feststellen, besonders wenn die Schnitte mit Hämatoxylin oder Malachitgrün gefärbt sind.

Wir sehen also, daß die Entwicklung der Leitelemente in basipetaler Richtung vor sich geht, und daß das Erscheinen der ersten Holzelemente des Bündels von dem Vorhandensein schon ausgebildeter Holzelemente ganz und gar unabhängig ist. Die Feststellungen Josts, die Vegetationskegel der Wurzeln betreffend, lassen sich also auf die Vegetationskegel des Stengels bei *Bidens* nicht anwenden.

6. Das sekundäre Dickenwachstum.

In den unteren Stengelteilen des *Bidens* kommt der Kambiumring erst nach der Ausbildung der primären Gewebe zustande, und so ist der Beginn der sekundären Verdickung durch die Entstehung des interfaszikularen Kambiums genau bestimmt. Zur Beobachtung der Tätigkeit des interfaszikularen Kambiums sind diejenigen Teile des

Stengels am geeignetsten, in denen die Gefäßbündel durch breite primäre Markstrahlen voneinander getrennt sind. — Am breitesten sind die primären Markstrahlen im Hypokotyl, da hier die Zahl der Gefäßbündel am geringsten ist. In den Stengelteilen aber ist derjenige Markstrahl am breitesten, der die medialen Blattspuren von den benachbarten Komplexbündeln trennt.

Bei der Untersuchung des Hypokotyls ist zu berücksichtigen, daß seine Gefäßbündel nicht im Vegetationskegel entstehen wie die Bündel der Stengelteile, sondern ihre Entstehung mit der Ausbildung des Embryos zusammenfällt. Im Hypokotyl der nur einige Millimeter langen

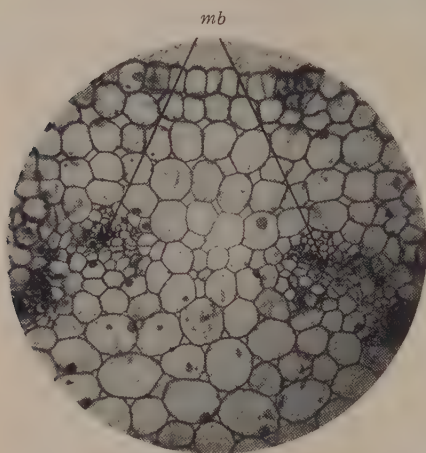


Fig. 6. Querschnitt durch das Hypokotyl einer Keimpflanze. *mb* Mediale Halbbündel des Keimblattes. Vergr. 200fach.

Keimpflanze finden wir lediglich Prokambiumbündel. Ihr Verlauf ist ganz derselbe wie der der fertigen Bündel (Fig. 1 A). Die Bündel der oberhalb des Hypokotyls liegenden Teile sowie die Bündel der Keimblätter vereinigen sich im oberen Drittel des Hypokotyls miteinander, und zwar derart, daß ihre Zahl sich zuerst auf sechs, dann auf vier vermindert. Im unteren Teil des Hypokotyls finden wir vier in diagonalen Richtung liegende Bündel, welche schließlich — sich einander nähernd — in die Wurzel übergehen. Das mediale

Bündel der Keimblätter teilt sich vor seinem Eintritt in das Hypokotyl in zwei Teile. Zwischen diesen beiden Halbbündeln im Grundgewebe des Hypokotyls der jungen Keimpflanze finden wir eine der ganzen Länge nach vollständig isolierte, alleinstehende Trachee. Eine solche isolierte Trachee beschrieb zuerst Chauveaud (1911) bei der Untersuchung des Hypokotyls mehrerer Pflanzen unter dem Namen „vaisseaux alterne“. Diese isoliert stehenden Tracheen sind die ersten Tracheen des *Bidens* mit verholzten Wänden. In älteren Keimpflanzen finden wir sie nicht mehr. Zwischen den beiden medialen Halbbündeln befinden sich dann lediglich Parenchymzellen (Fig. 6).

Die Entwicklung des interfaszikularen Kambiums im Hypokotyl geht bei Pflanzen mit ca. vier bis fünf Laubblätterpaaren in der Weise

vor sich, daß die in der Nähe des Bastes sich befindenden Parenchymzellen zuerst durch Zellwände tangentialer, dann durch solche radialer Richtung geteilt werden. Aus je einer Parenchymzelle entstehen vier bis fünf kleinere Zellen, welche dann durch tangentielle Zellwände weiter geteilt werden. Diese Teilung erstreckt sich aber in kurzer Zeit auf alle zwischen dem faszikularen Kambium liegenden Parenchymzellen, und so entsteht der zusammenhängende Kambiumring. Zu Beginn des sekundären Dickenwachstums bringt das interfaszikulare Kambium nur Parenchymzellen hervor. Später entstehen Tracheen auch in denjenigen interfaszikularen Teilen, welche den Komplexbündeln benachbart sind.

Die in diesem Stadium angefertigten Querschnitte erwecken den Anschein, als ob die Bündel eine allmähliche Verbreiterung in Richtung des Kambiumringes erfahren würden. Im Hypokotyl von Pflanzen mit acht bis neun Blattpaaren finden wir dann schon einen zusammenhängenden Holzkörper (Fig. 7). Nur auf Grund der in die Markkrone eindringenden primären Holzelemente kann man den Ort der Gefäßbündel und der primären Markstrahlen feststellen. Im interfaszikularen Holzkörper ist sowohl die

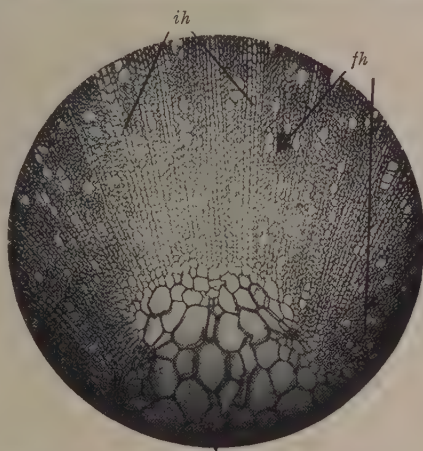


Fig. 7. Querschnitt durch das Hypokotyl einer älteren Pflanze. *ih* interfaszikulares Holz, *fh* faszikulares Holz. Vergr. 45 fach.

Zahl wie die Breite der sekundären Markstrahlen größer als im faszikularen Teile. Allgemein kann man sagen, daß im interfaszikularen Holz im Verhältnis mehr Parenchym und weniger Tracheen vorhanden sind als in dem aus dem faszikularen Kambium entstandenen. Besonders auffallend ist dieser Unterschied im oberen Teile des Hypokotyls, unmittelbar unter den Keimblättern. In diesem Teile finden wir zwischen den medialen Halbbündeln der Keimblätter größtenteils nur Holzparenchymzellen. Längsschnitte zeigen, daß die das Parenchym der Markstrahlen hervorbringenden Zellen im allgemeinen 50—80 μ lang und demnach bedeutend kürzer sind als die 120—140 μ langen Zellen des Kambiumringes, welche die Tracheen hervorbringen.

Auf die sekundäre Verdickung des Hypokotyls folgt die sekundäre Verdickung der unteren Internodien. Das interfaszikulare Kambium entsteht in den unteren Stengelteilen aus kleinlückigen Parenchymzellen. Es sind dies diejenigen Zellen des primären Meristemringes, die sich nicht in Prokambiumzellen verwandelt haben. Die Entwicklung des interfaszikularen Kambiums beginnt in der Nähe des Bastteiles der Komplexbündel. Ebenfalls in der Nähe der Komplexbündel entstehen die ersten Leitelemente des interfaszikularen Holzes. Im allgemeinen finden wir zu Beginn der sekundären Verdickung in dem neben den Blattspuren befindlichen interfaszikularen Holz und im sekundären Holz der Blattspuren sehr wenig Tracheen. Im Laufe des sekundären Dickenwachstums verlieren sich diese qualitativen Unterschiede. Bezüglich der Verteilung der Tracheen in den untersten Stengelteilen älterer Pflanzen besteht dann lediglich der Unterschied, daß in dem Holz interfaszikularer Richtung die Zahl der Markstrahlen größer ist als in dem faszikularer Richtung. Im stark verdickten Stengel kommen auch in dem die Fortsetzung der Blattspurbündel bildenden sekundären Holze zahlreiche Tracheen vor.

In dem je einem Blattspurbündel entsprechenden Holzteil vermindert sich die Zahl der Tracheen in der Richtung von unten nach oben, dem Austritt des Bündels zu. Die Erklärung dieser Abnahme ist einesteils darin zu finden, daß einzelne Tracheen während ihres Wachstums im Protoxylem zerreißen und entholzen, so daß häufig nur die schwer entholzenden Verdickungen, die ringförmigen Bänder, den Ort der Tracheen bezeichnen. Hauptsächlich aber läßt sich die Verminderung der Anzahl der Tracheen damit erklären, daß der größere Teil der im sekundären Holz der Bündel befindlichen Tracheen durch das interfaszikulare Holz hindurch in die Komplexbündel hinüberschwenkt, von wo aus sie dann in die Achselsprosse der Blätter führen. — Einen großen Teil der in die Seitentriebe führenden Tracheen bringt also nicht das interfaszikulare Kambium, sondern das aus längeren Zellen bestehende faszikulare Kambium hervor. Besonders auffallend ist dies in der Nähe der Knoten, denn hier ist selbst in dem interfaszikularen Holze der stark verdickten Stengel die Zahl der Tracheen sehr gering.

Aus den Längsschnitten des sekundären Holzes ist ersichtlich, daß die Tracheen sich hauptsächlich in jenen Teilen des Kambiumringes bilden, in denen nach meinen Messungen die Kambiumzellen länger sind. Es scheint, als ob die Tracheen sich aus den stark gestreckten Kambiumzellen im allgemeinen leichter bilden als aus den weniger gestreckten.

Danach könnte man vermuten, daß jene quantitativen Unterschiede, die bezüglich der Verteilung der Tracheen zwischen dem faszikularen und dem interfaszikularen Holze bestehen, dadurch verursacht werden, daß die Zellen des faszikularen Kambiums im allgemeinen länger sind als die des interfaszikularen. Diese Annahme findet auch darin eine Unterstützung, daß in den Knoten, wo die Zahl der Tracheen im interfaszikularen Holz auffällig klein ist, die Länge der Zellen des interfaszikularen Kambiums auch auffallend geringer ist als im faszikularen Kambium. Die Länge der Zellen beträgt im faszikularen Kambium 120—140 μ , im interfaszikularen Kambium dagegen durchschnittlich nur 40—50 μ . — Die Verteilung der Tracheen in den interfaszikularen und faszikularen Holzteilen hängt aber nicht nur von dem Längenunterschied der Kambiumzellen, sondern auch von der Entwicklung der Pflanzen resp. von der Zahl der Blätter ab. In den im Anfangsstadium des sekundären Dickenwachstums stehenden Stengelteilen sowie in schwach entwickelten Pflanzen bringen hauptsächlich nur die Zellen des faszikularen Kambiums tracheale Elemente hervor. Deshalb ist in diesen Fällen die Zahl der Tracheen im interfaszikularen Holze auffallend gering. Hingegen bringt in stark entwickelten Pflanzen auch das interfaszikulare Kambium reichlich tracheale Elemente hervor, und der Unterschied zwischen faszikularem und interfaszikularem Holze ist hier kaum wahrnehmbar.

Die Feststellung Kostytschews, wonach das interfaszikulare Kambium bei *Bidens tripartitus* keine Leitelemente hervorbringt, ist also unrichtig. Ebenfalls haben dies — wie ich schon in der Einleitung erwähnte — Sárkány bei *Ricinus* und Duncker bei *Helianthus*, *Ricinus*, *Bidens chrysanthemoides* und *Carthamus tinctorius* bewiesen. Im Falle dieser Pflanzen ist die alte Auffassung Sachs-de Barys richtig. — Wie wir sahen bringt das interfaszikulare Kambium bei *Bidens tripartitus* nur zum Beginn der sekundären Verdickung — besonders bei schwach entwickelten Exemplaren — sehr wenig Leitelemente hervor. Es ist also möglich, daß Kostytschew deshalb zu nicht zutreffenden Feststellungen kam, weil er schwach entwickelte Pflanzen oder am Beginn des sekundären Dickenwachstums stehende untersuchte.

Zusammenfassung.

Die Hauptresultate meiner Untersuchungen über die Entwicklung der primären und sekundären Leitelemente sind folgende:

1. Im obersten Teil des Vegetationskegels von *Bidens tripartitus* finden wir ein Gewebe in Ringform, welches sich von den innerhalb

und außerhalb von ihm liegenden nur durch seine größere Färbbarkeit unterscheidet (primärer Meristemring Helms). Dieser Gewebering zerfällt in den unteren Partien des Vegetationskegels in einzelne Stücke. — Zwischen der Anordnung der sich stark färbenden Gewebe und der entstehenden Blätter sowie Achselknospen besteht ein Zusammenhang derart, daß die starke Färbbarkeit nur unterhalb der sich stark teilenden Zellen des Urmeristems längere Zeit erhalten bleibt.

2. Die Anordnung der sich stark färbenden Gewebe und der Verlauf der Prokambiumbündel stehen ebenfalls in engem Zusammenhang: die Prokambiumbündel vereinigen sich in demjenigen Teile des Vegetationskegels, wo die untere Grenze der sich stark färbenden Gewebe ist.

3. Im Prokambiumbündel geht die Ausbildung der Holzelemente in basipetaler Richtung vor sich, d. h. die Ausbildung der ersten Holzelemente des Bündels ist unabhängig von den schon vorhandenen.

4. Die jungen Bündel sind durch kleine Parenchymzellen voneinander getrennt. In diesen Parenchymzellen, in unteren Internodien, bildet sich das interfaszikulare Kambium, welches — im Gegensatz zu den Feststellungen Kostytschews — auch tracheale Elemente hervorbringt. Das durch das faszikulare Kambium hervorgebrachte sekundäre Holz aber enthält im allgemeinen mehr tracheale Elemente als das interfaszikulare. Im oberen Teil der Pflanze sind auch noch in einem späteren Entwicklungsstadium alleinstehende Bündel zu finden.

Literaturverzeichnis.

Alexandrov, W. G., und Alexandrova, O. G., Über die Struktur verschiedener Abschnitte ein und desselben Bündels und den Bau von Bündeln verschiedener Internodien des Sonnenblumenstengels. *Planta* **8** (1929). — Barthelmess, A., Über den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stelenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. *Bot. Arch.* **37** (1935). — de Bary, H., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. — Carstens, C., Das Dickenwachstum der Gymnospermen und holzigen Dicotyledonen. *Beih. z. Bot. Zentralbl.* **48** (1931). — Chauveaud, G., L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. d. Sc. nat.* 9. Ser. T. 13 (1911). — Duncker, B. J. J., Bouw en secundaire diktegroei van kruidachtige planten met interfasciculair cambium. Diss. Utrecht 1935. — Halmai, J., A *Centaureum umbellatum* Gilb. szára szöveteinek fejlődése. *Bot. Közl.* **32** (1935). — Hanstein, J., Über gürtelförmige Gefäßverbindungen. *Abhandl. d. Berliner Academie* (1857). — Ders., Über den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **1** (1858). — Helm, J., Untersuchungen über die Differenzierung der Sproßscheitelmeristeme von Dicotylen unter besonderer Berücksichtigung des Prokambiums. *Planta* **15** (1932a). — Ders., Über die Beeinflussung der Sproßgewebedifferenzierung durch Entfernen junger Blattanlagen. *Planta* **16** (1932b). — Jost, L., Determinierung der Wurzelstruktur.

Zeitschr. f. Bot. **25** (1932). — Karsten, A., Die Vegetationsorgane der Palmen. Abhandl. d. kgl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin (1847). — Kisser, J., Die botanisch-mikrotechnischen Schneidemethoden. Abderhalden: Handbuch d. Biolog. Arbeitsmethoden XI, 4 (1935). — Koch, L., Über Bau und Wachstum der Sproßspitze der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. **22** (1891). — Kostytschew, S., Der Bau und das Dickenwachstum der Dicotylenstämme. Beih. z. Bot. Zentralbl. **40** (1924). — Lehmborg, K., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der wasserleitenden Bahnen bei der Sonnenblume. Beih. z. Bot. Zentralbl. **40** (1924). — Miltényi, L., Szövetfejlődéstani vizsgálatok gabonaféléken. Bot. Közl. **28** (1931). — Nägeli, K. V., Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beitr. z. wiss. Bot. **1** (1858). — Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen mit Berücksichtigung der Phanerogamen. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Ser., Tom. XIX., No. 1 (1872). — Sachs, L., Lehrbuch der Botanik, III. Aufl., Leipzig 1873. — Sanio, C., Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Bot. Zeit. **21** (1863). — Ders., Einige Bemerkungen in betreff meiner über Gefäßbündelbildung geäußerten Ansichten. Bot. Zeit. **23** (1865). — Sárkány, S., Über Entwicklung und Funktion des interfaszikularen Kambiums bei *Ricinus communis*. Jahrb. f. wiss. Bot. **82** (1935). — Schacht, H., Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856. — Schüpp, O., Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. Jahrb. f. wiss. Bot. **57** (1916).

Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung von *Glenodinium lubiniensiforme* spec. nov.

Von Karl Diwald (Wien).

Mit 8 Abbildungen im Text.

1. Einleitung.

Über die Entwicklung der autotrophen (holophytischen) Dinoflagellaten bestehen in der Literatur zahlreiche Angaben, die es zwar ermöglichen, ein ungefähres Bild des Entwicklungsganges zu entwerfen, alle aber mehr fragmentarischen Charakter haben. Etwas besser bekannt sind die parasitischen Formen, welche, dank den grundlegenden Forschungen E. Chattons und seiner Schüler ein geschlosseneres Bild ergeben. Bei den Chromatophoren führenden Gattungen kennt man zwar auch zum Teil die Art der vegetativen Zellteilung und Schwärmerbildung, doch ist die Frage nach der Art und dem Zeitpunkt sexueller Vorgänge bisher ungeklärt geblieben. E. Zederbauer (1904) fand bei *Ceratium hirundinella* O. F. Maier Individuen, die um „180° zur Querachse verschoben“ aufeinanderlagen; je zwei schienen durch aus der Geißelspalte hervortretende Plasmaschläuche verbunden. G. Entz (1906) stellte bei derselben Art ähnliche Stadien fest. Er legte besonders Gewicht auf die Untersuchung des Kernaustausches und konnte tatsächlich Individuen mit zwei Kernen und solche ohne Kern beobachten. Auch in den Schläuchen lag mitunter ein Zellkern. Auf Grund dieser und anderer, hier nicht angeführter Beobachtungen nahmen beide Forscher eine geschlechtliche Fortpflanzung als gesichert an. Es handelte sich ihrer Meinung nach um eine Art hologamer Konjugation, wobei ähnlich wie bei den Conjugatophyten Zygosporien entstehen sollten. Diese Annahme blieb nicht unwidersprochen. Als wichtigster Grund gegen die Auswertbarkeit der Beobachtungen wurde angeführt, daß diese an fixiertem Material gemacht wurden. An lebendem Material konnte V. Dogiel (1906) den sehr verwickelten Entwicklungsgang von *Diplodinium lunatum* bis zur Bildung von *Gymnodinium*-artigen Schwärmern verfolgen. Darüber aber, wie sich diese weiter entwickeln, ob es durch Kopulation — zu dieser Ansicht neigt der Verfasser — oder auf andere Weise zur Cystenbildung kommt, ist man bloß auf Vermutungen angewiesen, weil das Material gerade im kritischen Augenblick versagte. Die Annahme Dogiels jedoch, daß die von ihm beobachteten *Gymnodinium*-schwärmer Gameten seien, hat dem ganzen Entwicklungslauf nach sehr viel für sich. Es ist sehr zu bedauern, daß dem Verfasser die Beobachtung des Kopulationsaktes nicht mehr gelungen ist. In letzter Zeit hat F. Groß (1934) für den heterotrophen Cystoflagellaten *Noctiluca miliaris* die Gametenkopulation nachgewiesen. Dies ist wohl der einzige sichere Fall eines Sexualvorganges innerhalb der Dinoflagellaten im weitesten Sinne. Leider konnte Groß die Keimung der Zygotencysten trotz seiner richtungsweisenden Versuche mit Veränderungen der Wasserstoffionenkonzentration

nicht erzielen, so daß weder über das weitere Schicksal derselben, noch über den Kernphasenwechsel etwas bekannt wurde.

Ich konnte nun, da mir die Kultur einiger Peridineen gelang, einige Entwicklungskreise überblicken. Bei einer Art, dem *Glenodinium lubiniense* spec. nov., konnten nicht nur die verschiedenen Formen der vegetativen Teilung und die Cystenbildung, sondern auch die Gametenbildung, die Kopulation, weiters die Zygotenkeimung und die dabei durchgeführte Reduktionsteilung beobachtet werden. Damit ist das Vorkommen von geschlechtlicher Fortpflanzung auch bei dieser Gruppe von Monadophyten einwandfrei nachgewiesen. Die Untersuchungsergebnisse, die auf die Jahre 1931, 1932 und 1934 zurückgehen, sollten im Zusammenhang mit Beobachtungen an noch anderen Dinoflagellaten gebracht werden, weshalb sich die Veröffentlichung hinauszog. Auf Anregung von Herrn Prof. Bruno Schußnig, Wien, gebe ich die Resultate als kurze geschlossene Darstellung heraus. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Schußnig für diese und viele andere Anregungen meinen besten Dank auszusprechen.

Das Hauptgewicht wird in dieser Abhandlung auf die Beschreibung der Vermehrung und der Fortpflanzung gelegt. Deshalb werden alle Untersuchungen, die sich mit dem Wachstum beschäftigen, nur gestreift. Aber auch viele Versuche und Beobachtungen über die Fortpflanzung finden hier keinen Raum, da sie, aus dem Zusammenhange herausgerissen, zu wenig überzeugend wirken könnten.

2. Systematische Stellung.

Bei oberflächlicher Betrachtung ähnelt die beschriebene Form dem *Peridinium lubiniense* Woloszyńska. Von diesem unterscheidet es sich vor allem durch das Vorhandensein nur einer Interkalarplatte (Fig. 1, —5). Es nehmen nämlich hier

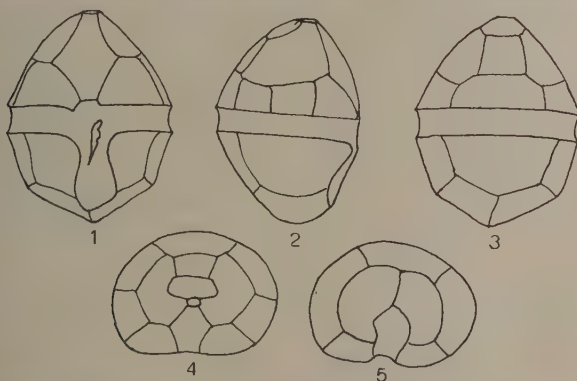


Fig. 1. *Glenodinium lubiniense* Plattenmuster. 1 ventral, 2 lateral, 3 dorsal, 4 apikal, 5 antapikal. Vergr. 800:1.

die beiden lateralen Apikalplatten den Platz der 1^a und 3^a-Platte ein. In den weitaus meisten Fällen berührt dabei die 2'- und 4'-Platte die 4^{te}-Praeangularplatte. Selten nur liegt die 3''- und 5''-Platte zwischen der dorsalen Interkalare und den beiden erwähnten Apikalplatten (Taf. I, 11). Die Zahl der Platten ist nun nach meinen von

Herrn Prof. Josef Schiller, Wien, veranlaßten Untersuchungen an adriatischem Material innerhalb einer Art veränderlich. Dennoch kann ich mich nicht entschließen, die in Frage kommende Form zu *Peridinium lubiniense* zu stellen. Gerade bei dieser Dinoflagellate konnte kein sprunghaftes Abändern des dorsalen Plattenmusters nachgewiesen werden. Im Anschluß an Schiller (1935) stelle ich diese Art als *Glenodinium lubiniensiforme* spec. nov. zur Familie der Glenodiniaceae. Gleich hier sei eine kurze Diagnose (diese gilt für das ausgewachsene Individuum) vorweggenommen: Cellula 50—76 μ , longitudine latitudinem superante, compari fere epivalva et hypovalva. Haec in forma tiarae platas convexas habet apice patente, illa in forma pentagoni omnino fere concavas atque planas. Cingulum paululum in sinistram se vertit, sulcus longitudinalis antapicem nusquam attingens in epivalvam interdum transit. Valva composita est 4', 1a, 7'', 5''', 2'''. Platis costae longitudinem percurrentes et porae tenues sunt. Chromatophores flavi et lentiformes aut nonnulli et magni aut permulti et parvi sunt. Nucleus interdum nucleolum habet, substantia chromatica proprie composita in Dinoflagellatis.

3. Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material wurde in einigen Regenlachen, die sich auf dem Grunde von Mergelgruben an der Grenze gegen den Schlier gebildet hatten, gesammelt. Alle Fundstellen lagen in der Nähe von Aspach im Innkreis (Oberösterreich). In einer Pfütze, welche ständig im Schatten lag, bildete *Gl. lubiniensiforme* den Hauptbestandteil einer Massenv egetation, durch die das Wasser gelblichgrün gefärbt war. Da anfänglich (1931) alle Kulturversuche mißglückten, wurden in der Nähe meines Wohnhauses Freilandaquarien angelegt, so daß wenigstens ständig Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand. Erst 1 Jahr später begann ich mit der Aufzucht. Zuerst wurden die nach der Ohlmueller-Spittaschen Verdünnungsmethode isolierten Dinoflagellaten in Knopsche Nährlösung übertragen. In den ersten Tagen erfolgte schwache Vermehrung (bis 35 Individuen in cm³). Nach 5 Tagen war die Hauptmasse der *Glenodinium* abgestorben, ein kleiner Teil encystiert. Als reichliches Cystenmaterial zur Verfügung stand, wurde die Herstellung der Einzellkulturen versucht, indem die einzelnen Cysten mittels Kapillaren in Brunnenwasser übertragen wurden, in dem fast immer Keimung erfolgte. Die Weiterzucht gelang jedoch in keiner der gebräuchlichen Nährlösungen. Auch die von Huber und Nipkow (1922/23) angegebenen Methoden führten zu keinem Ergebnis. Erst als mit Chamberlandfilter (nicht durch Dampf) sterilisiertes Pfützenwasser von den oben angegebenen Fundstellen, mit 0,02% K₂HPO₄ und 0,05% Ca(NO₃)₂ versetzt, verwendet wurde, erfolgte lebhaftes Wachstum. Neben *Gl. lubiniensiforme* kamen nur Bakterien in sehr geringen Mengen vor. Als Kulturgefäße dienten Petrischalen von 6 cm oder — was sich besser bewährte — 12 cm Durchmesser, die an Nordfenstern aufgestellt wurden. Die Lufttemperatur schwankte an diesem Ort zwischen 14 und 21°. Um zu zeigen, daß die Organismen unter den eben angeführten Kulturbedingungen gut wuchsen, sei das beobachtete Auftreten von Teilungen (+) und Schwärmbildung (⊕) unter verschiedenen Bedingungen wiedergegeben. Dabei bedeutet:

- LI—LIII Regenlachen,
- FI FII Freilandaquarien,
- PI 1—6 Petrischalen mit 12 cm Ø, enthaltend Knopsche Nährlösung,
- PI 1—3 Petrischalen mit 12 cm Ø, enthaltend Knopsche Nährlösung + 5% Erdabkochung,

- P_{III} 1-4 Petrischalen mit 12 cm Ø, enthaltend Volvoxlösung,
 P_{VI} 1-5 Petrischalen mit 12 cm Ø, enthaltend filtriertes Lackenwasser,
 P_{VII} 1-4 Petrischalen mit 12 cm Ø, enthaltend filtriertes Lackenwasser + CaCl₂,
 P_{VIII} 1-12 Petrischalen mit 12 cm Ø, enthaltend filtriertes Lackenwasser + K₂HPO₄ + Ca(NO₃)₂,
 R Doppelkulturen von *Gl. lub.* und *Chlamydomonas piriformis* in VIII.

Tabelle I.

1931	L _I	L _{II}	F _I	F _{II}	P _I 3	P _{III} 1	P _{VI} 5	1932	P _{VII} 4	P _{VIII} 3	1934	R
20. 7.	++	++	++					12. 6.	+	++	7. 7.	+
21. 7.	++	++	++					13. 6.	+	++	8. 7.	-
22. 7.	+⊕	? ⊕	++		-	-		14. 6.	++	++	9. 7.	+
23. 7.	+	+	⊕	++				15. 6.	+⊕	⊕	10. 7.	-
24. 7.	++	++	++	++	+	+		16. 6.	+	+	11. 7.	+
25. 7.	++	++	+	+⊕	-	-		17. 6.	+	++	12. 7.	+
26. 7.	++	+⊕	-	+	-	-		18. 6.	-	++	13. 7.	+
27. 7.	⊕	+	-	++	+	-		19. 6.	+	+⊕	14. 7.	+
28. 7.	+	+		++	-	+	-	20. 6.	-	+	15. 7.	⊕
29. 7.	+	-		+⊕	-	-	++	21. 6.	-	+	16. 7.	+
30. 7.	+	+		+	-		+	22. 6.	+	?	17. 7.	-
31. 7.	-	-		++	C		+	23. 6.	-	++	18. 7.	+

Die Cystenbildung konnte jederzeit dadurch hervorgerufen werden, daß man die Glenodinien 6—8 Tage in einer kleinen Schale von 3,5 cm Durchmesser beließ, statt sie wie sonst alle 3—4 Tage zu überimpfen. Auch hier zeigte es sich wieder, daß die Nährlösung VIII die geeignetste war. Leider ist es unmöglich, das Verhältnis von zugrunde gegangenen und encystierten Individuen aus dem Freilande mit folgender Zusammenstellung zu vergleichen, da dort die abgestorbenen Zellen teils im Detritus verschwinden, teils in ganz kurzer Zeit von Bakterien aufgelöst werden. Immerhin zeigt Tabelle II, daß in allen Nährlösungen, mit Ausnahme der Nährlösung VIII, die Zahl der zugrunde gegangenen die der encystierten Individuen weit überwiegt.

Tabelle II.

	Prozentsatz der encystierten Individuen	Zahl der abgestorbenen Zellen	Zahl der encystierten Zellen
P _I 1-6	6,94 ± 0,84	52, 42, 51, 37, 48, 51	3, 4, 2, 2, 5, 3
P _{III} 1-3	11,73 ± 0,25	46, 48, 35	6, 7, 4
P _{VI} 2-5	20,39 ± 0,42	48, 42, 31, 38	12, 9, 7, 12
P _{VIII} 1-5	56,02 ± 0,52	31, 22, 25, 28, 29	29, 34, 38, 31, 37

Die Gametenbildung trat nach 5 Tagen in einigen an Minimumstoffen armen — statt Ca(NO₃)₂ und K₂HPO₄ nur 0,08 CaCl₂ — Kulturen auf. Eine Kopulation war nur dann zu beobachten, wenn zwei ver-

schiedene Klone vereinigt wurden (Genauerer siehe unten). Schwerer war das Auskeimen der Zygoten zu erzielen. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es, diese durch Übertragen in Pfützenwasser, dem 0,05% K_2HPO_4 und 0,01% $Ca(NO_3)_2$ und eine Spur Fe_2Cl_6 zugesetzt war, zur Keimung zu bringen. Grundbedingung für diese war ein vorhergehendes langsames Austrocknenlassen der Kulturflüssigkeit sowie eine Ruhezeit von mindestens 10 Tagen (s. u.).

Die im folgenden wiedergegebenen Ergebnisse sind aus Beobachtungen an Petrischalenkulturen gewonnen. Die beste Zeit für die Untersuchung der Teilungen war 5—7^h bzw. 19—20^h, für Kopulation 3—7^h bzw. 10—11^h. Die Cystenbildung trat zu allen Tageszeiten annähernd gleich häufig auf. Die Kernteilungen wurden an dem zu diesen Zeiträumen verarbeiteten Material untersucht. Die Glenodinien ließen sich mit Hühnereiweiß aufkleben. Vorteilhaft war es, gleichzeitig zwei Deckgläser zu verarbeiten und diese mit der bestrichenen Seite leicht aneinanderzupressen. Dadurch sprangen die Schalen auf, Fixierungs- und Färbemittel drangen leicht ein. Fixiert wurde mit Osmiumsäuredämpfen, Flemming-Meves und Sublimatalkohol, gefärbt mit Boraxkarmin, mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, mit Giemsa und Safranin-Lichtgrün. Die Färbung mit Boraxkarmin (20 Min.) ergab schöne Bilder, die Chromosomen waren tiefrot, die Nucleolen rosa, die Kernmembran grau mit einem rosa Stich. Mit Eisenhämatoxylin konnten keine befriedigenden Resultate erzielt werden. Giemsa (30 Min.) nach Fixierung mit Sublimatalkohol — war mit Osmiumsäuredämpfen fixiert und mit Sublimat nachfixiert worden, waren die Ergebnisse schlechter — zeigte die Chromosomen, Basalkörperchen und das Centriol rot, die Nucleolen schön blau. Obwohl die Darstellung der Chromosomen mit Safranin-Lichtgrün verhältnismäßig schlecht war — diese waren oft verklumpt —, wurde diese Färbung öfter angewendet, da sie — wenn mit Osmiumsäure vor- und mit Flemming (12^h) nachfixiert wurde — die Spindelfasern deutlich zeigte. Alle hier angeführten Präparationen sind nach M. Hartmann (1928) durchgeführt. Die Panzerstruktur wurde nach Herauslösung des Zellinhaltes mit Javellescher Lauge (5%ig) sichtbar. Wenn nötig, wurde nach Neutralisation durch 1%ige Essigsäure mit einer 5%igen wäßrigen Lösung von Trypanblau gefärbt. Verhältnismäßig schwierig war der zuverlässige Nachweis der Geißeln. In der Zeit ihrer Neubildung ließen sie sich schön durch Goldimprägnation nach Eckert-Lindauer (1934) sichtbar machen. Alte Geißeln wurden jedoch sehr häufig bei der Abtötung abgeworfen. Daher ließen sich diese nur bei Beobachtung an lebendem Material im Dunkelfeld einwandfrei feststellen. Zur Lebendbeobachtung wurde ein möglichst kleiner Tropfen der Kulturflüssigkeit auf das Deckglas übertragen und dieses einem auf ein Tragglas aufgekitteten Glasring aufgelegt. War der umschlossene Luftraum genügend groß (ca. 1 cm³) und nur ein Individuum im hängenden Tropfen, ließ sich dieses 2—3 Tage am Leben erhalten. Bei Zusatz von 0,5% „Nährstoff Hayden“ und einer Spur Fe_2Cl_6 war Wachstum und Teilungsrhythmus wie in den Petrischalenkulturen.

4. Die ungeschlechtliche Vermehrung und Fortpflanzung.

Die vegetative Vermehrung von *Gl. lubiniensisiforme* geschieht auf dem Wege einer Zweiteilung der Zelle, die infolge der fast äquatorialen

Lage des Cingulums beinahe äquipolar ausfällt. Der Panzer des Mutterindividuums wird von den Tochterindividuen ungefähr zur Hälfte behalten. Meist in den frühesten Morgenstunden oder späten Nachmittagsstunden verlangsamen die vorher lebhaft umherschwimmenden Individuen ihre Bewegungen. Sie heften sich am Deckglasrande oder — wie an den in Freilandaquarien gefundenen Formen festzustellen war — an Algenfäden bzw. Haaren von submersen Phanerogamen fest. Während der folgenden Teilung führen sie nur leicht pendelnde Bewegungen aus oder sind bewegungslos. — Zunächst ist ein leichtes Abheben des Protoplasten von der Schale zu beobachten (Fig. 2, 1). Sehr oft teilt sich während dieser Zeit die Hauptmasse der Chromatophoren, indem sie sich in der Mitte durchschnüren, doch finden wir auch viel früher kleine, frisch geteilte Farbstoffträger. Nun folgt nach 15—20 Minuten die Durchschnürung des Protoplasten, wobei die Teilungsebene fast senkrecht zur Längsachse der Zelle steht, d. h. sie ist etwas von links nach rechts geneigt (Fig. 2, 2, 3). Jetzt wachsen die Tochterzellen rasch heran und sprengen dadurch die Schale (Fig. 2, 4), wobei das eine Tochterindividuum die Epivalva und die linke Hälfte der Querfurche (Fig. 2, 5), das andere die Hypovalva samt Längsfurche und den rechten Teil der Querfurche mitbekommt. Zu erwähnen ist noch das Verhalten der Geißeln. Das hypovalvare Tochterindividuum bekommt die Mutterflagellen mit. Nach zwei, spätestens vier Teilungen bildet es aber ebenfalls neue Geißeln, die alten werden abgeworfen. Die Zellteilung dauert gewöhnlich 40—60 Minuten. In einer weiteren halben bis ganzen Stunde haben die Tochterzellen die fehlende Hälfte zu einem guten Teile nachgebildet. Bereits zu diesem Zeitpunkt, wenn also die neue Körperhälfte noch nicht ganz die Größe der alten erreicht hat, wird der Rest der Querfurche, und, falls die Hypovalva neu zu bilden war, die Längsfurche gebildet. Wenige Minuten später läßt sich die neue Unter- bzw. Oberschale nachweisen (Fig. 2, 6, 7). Außer Poren zeigt diese keinerlei Differenzierungen, zerfällt jedoch bei Mazeration in die einzelnen Platten. Das Wachstum des Panzers geht zunächst ohne Zuwachsstreifenbildung vor sich. Hat die neue Hälfte die normale Größe erreicht, kommt es zu einer stärkeren Dickenzunahme der Schale und Ausbildung der feineren Plattenstrukturen. Erst jetzt erfolgt ein Wachstum des gesamten Körpers. Die Modalitäten dieses Wachstums werde ich im Zusammenhang mit anderen Untersuchungen gesondert behandeln.

Nachdem etwa 6—7 Zellteilungen vollzogen sind, wird die vegetative Zellvermehrung von der ungeschlechtlichen Schwärmerbildung

abgelöst. Eingeleitet wird dieser Vorgang ähnlich wie bei der Zellteilung mit einer Kontraktion des Cytoplasten. Doch führt diese hier zu einer vollständigen Abhebung des Protoplasten von der Panzerhülle, da diese von den Schwärmern verlassen wird. Ein kleiner Teil des

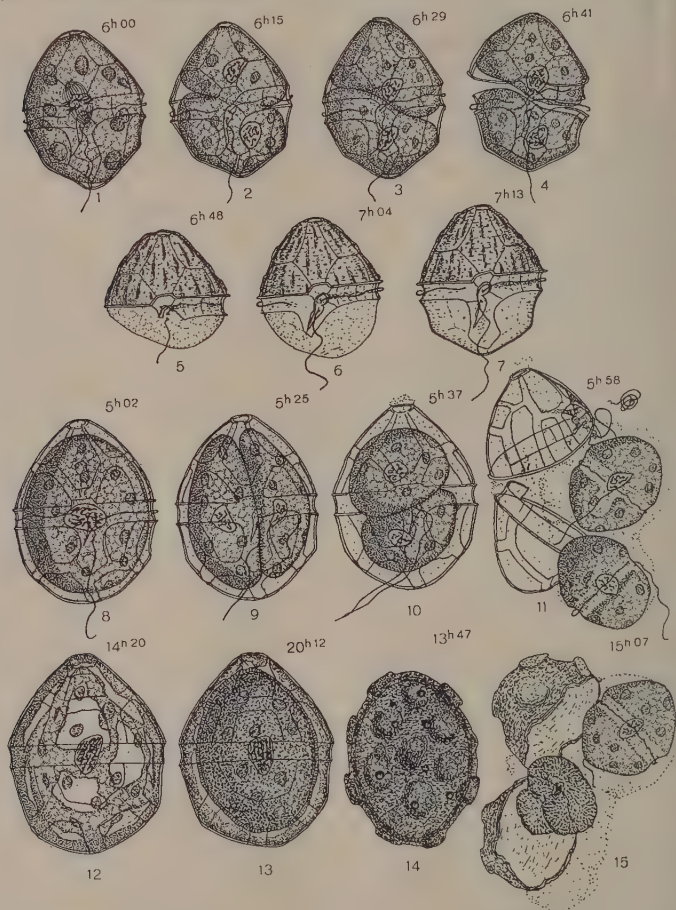


Fig. 2. Vegetative Zellteilung (1-7), vegetative Schwärmerbildung (8-11), Cystenbildung und -auskeimung (12-15) bei *Glenodinium lubiniensisforme*.

Protoplasmas bleibt an der Ventralseite als Geißelpfropf an der Geißelspalte hängen, an dem die Geißeln des Mutterindividuums noch inseriert bleiben (nur sichtbar bei Fig. 2, 11). Dadurch ist dieses bis zum Ausschlüpfen der nackten Schwärmer — die sich erst im freien Zu-

stande neu bepanzern — einer, wenn auch langsamen Bewegung fähig. Offenbar bleibt das kinetische Geißelzentrum im eben erwähnten Plasma-pfropf erhalten. Ein ähnliches Verhalten wurde auch von anderen Beobachtern bei abgeworfenen Geißeln festgestellt, wenn noch das Basalkorn an den abgeworfenen Geißeln hing. Meist heftet sich jedoch die in Schwärmerbildung begriffene Zelle wie bei der Zellteilung an anderen Körpern fest. Nachdem sich der Protoplast völlig abgehoben und auf $\frac{4}{5}$ — $\frac{2}{3}$ seines früheren Volumens kontrahiert hat, erfolgt Gallert-ausscheidung. Die Gallerte füllt den Hohlraum zwischen Zellkörper und Panzer aus und quillt oft zu einem ganz geringen Teil aus der Apikalpore hervor (Fig. 2, 8—10). Die Teilungsebene des kontrahierten Cytoplasmen ist am Beginn der Schwärmerbildung nur ganz wenige Grade zur Längsachse der Mutterzelle geneigt. Es liegt somit praktisch eine Längsteilung vor. Erst nachdem der Mutterprotoplast in die zwei Hälften gespalten ist, machen diese innerhalb der sie umgebenden Gallertschicht eine Drehung um 90° durch, so daß die Spaltebene nun senkrecht zur ersten Teilungsebene, d. h. ungefähr in die Cingularebene zu liegen kommt. Eine ähnliche sekundäre Drehung der Zellachsen kommt auch nicht selten bei der innerhalb der Mutterhülle sich abspielenden schizogonen Teilung der Chlamydomonaden vor. Die zwei anfänglich fast halbrunden Tochterzellen lassen zur Zeit der Flagellensprossung die Querfurche bereits deutlich erkennen. Die Längsfurche erscheint erst etwas später.

Die Schizogonie von *Gl. lubiniensisiforme*, welche zur Ausbildung zweier nackter Schwärmer führt, nimmt eine Zeit in Anspruch, die zwischen 60 und 80 Minuten schwankt. Das Ausschwärmen erfolgt nach der wahrscheinlich durch den Druck der Gallerte verursachten Öffnung des Panzers. Dieser wird an der Querfurche zersprengt, und zwar meist genau so, wie bei der Zellteilung. Zu diesem Zeitpunkte haben die Tochterzellen ein kleineres Volumen, als der Hälfte des Rauminhaltes der Mutterzelle entsprechen würde; sie sind durch nichts von einem freilebenden *Gymnodinium* zu unterscheiden (Fig. 2, 11). Die Schwärmer wachsen mehr oder weniger schnell, je nach den Ernährungsbedingungen, längstens aber in 30 Stunden zur normalen Größe heran. Dann umgeben sie sich mit einem Panzer. Während bei der Zellteilung wenigstens andeutungsweise die Tendenz zu sehen ist, den Panzer von der Gürtelregion aus neu zu bilden, läßt sich diese bei der Schwärmerbildung nicht beobachten. Obzwar viele Individuen daraufhin untersucht wurden, ließ sich doch kein einziges finden, bei dem der Panzer nicht an der ganzen Zelloberfläche gleichmäßig ausgebildet war.

5. Die geschlechtliche Fortpflanzung.

Die Gametenbildung unterscheidet sich im Anfange von der Schwärmerbildung nur dadurch, daß der zurückbleibende Geißelpfropf größer ist. Auch hier kommt es durch stärkere Kontraktion des Cyto-

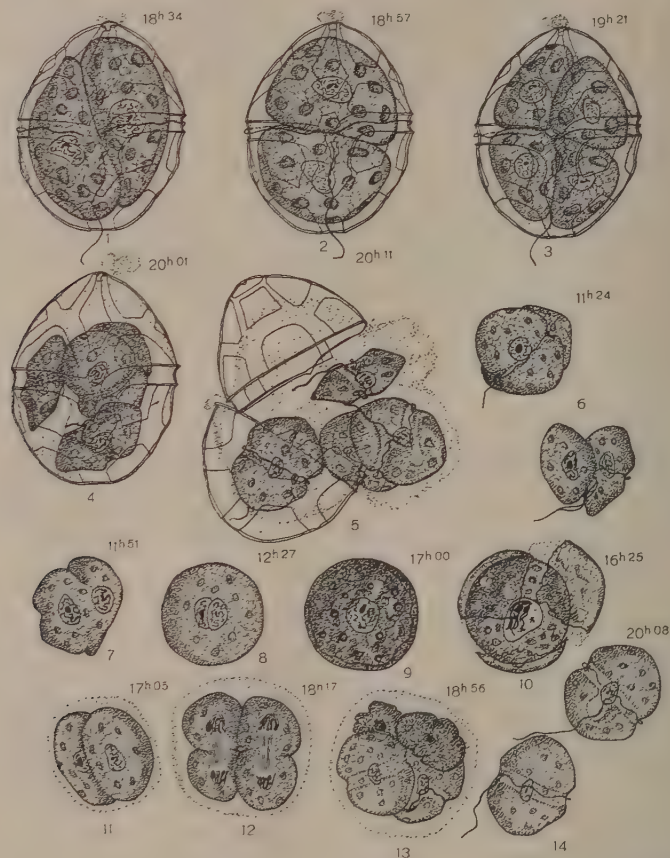


Fig. 3. Entstehung der Gameten (1–5), deren Kopulation (6–7), Zygotenbildung (8–9) und -auskeimung (10–14) bei *Glenodinium lubiniensisforme*.

plasten zu einer Abhebung desselben von der Panzerhülle. Ebenso ist der erste Spaltungsschritt des Protoplasten als eine schizogene Längsteilung, in bezug auf die Achsenverhältnisse der Mutterhülle, anzusprechen (Fig. 3, 1). Daraufhin erfolgt die Drehung der zwei

Spalthälften um 90° , genau so wie bei der Bildung der ungeschlechtlichen Schwärmer (Fig. 3, 2). Diese zwei Tochterindividuen wandeln sich aber nicht gleich in *gymnodinium*artige Schwärmzellen um, sondern machen noch einen zweiten Teilungsschritt durch. Die zweite Teilungsebene verläuft jetzt wiederum parallel zur Längsachse der Mutterzelle (Fig. 3, 3). Die nach $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden fertig ausgebildeten und bereits innerhalb der Mutterhülle begeißelten Gameten zeigen ebenfalls den Bau eines freilebenden *Gymnodiniums* (Fig. 3, 4, 5). Sie unterscheiden sich von den vegetativen Schwärmern vorerst durch das kleinere Volumen. Sie sind zwar annähernd ebenso lang und breit, aber viel weniger dick als diese. Vor allem fällt aber die Verschiedenheit in der Ausbildung der Längsfurche auf. Diese reicht bei den Gameten etwas schräg verlaufend bis weit auf die Epivalva. Obwohl die geschlechtlichen Schwärmer in ihrer Größe beträchtlich schwanken (zwischen 32 und $40\ \mu$), sind sie dennoch Isogameten. Die durchgeführten Messungen ergaben, daß die Abweichung der Mittelwerte kleiner war als die dreifache Differenz der mittleren Fehler der Mittelwerte.

Unter welchen Bedingungen kommt es nun zur Gametenbildung? Möglicherweise spielt dabei die Länge der Vegetationsperiode eine gewisse Rolle. Wahrscheinlich gemacht wird dies durch die vom 4. Aug. bis 12. Sept. 1932 durchgeführten Versuche. Ich arbeitete mit 15 Klongruppen. Die meisten Klongruppen stammten von Cysten, die vom 4.—15. Juni, bloß 4 Klongruppen von Cysten, die am 27. Juli ausgekeimt waren. Nur die Klone, die sich vom 4.—15. Juni an, das waren 55—60 Tage, in ca. 90—110 Teilungsfolgen vermehrt hatten, konnten zur Gametenbildung gebracht werden.

Weiters dürften gewisse Umweltfaktoren hemmend (Minimumstoffe) oder fördernd (starke Insolation) auf die Bildung von geschlechtlichen Schwärmen wirken. Die diesbezüglichen Experimente verlieren stark an Wert, da mir die Herstellung absoluter Reinkulturen in einer Nährlösung von bekannter Zusammensetzung mißlang.

Einwandfrei ließ sich aber eine andere Grundbedingung für die Gametenbildung erkennen. Es ist dies das Vorhandensein von irgendwelchen Stimulationsstoffen, die bereits von den vegetativen Zellen abgeschieden werden. Da schon diese, wie noch unten zu beweisen sein wird, im Sinne von (+) und (—) prädestiniert sind, erfolgt die Ausbildung von Gameten nur dann, wenn (+)- und (—)-Individuen vereinigt sind bzw. wenn die Stoffwechselprodukte der (+)-Individuen auf die (—)-Individuen oder umgekehrt einwirken können.

Wie schon erwähnt, traten am 4. Aug. in drei Kulturschalen (Nr. 2, 4, 12) Schwärmer von dem eben beschriebenen Typus auf, die ich für Gameten hielt. Es ergab sich nun die Frage, wieso gerade nur diese drei Schalen, nicht aber die übrigen, die geeigneten Bedingungen für Gametenbildung boten. Verschiedenheiten im Nährstoffgehalt konnten kaum maßgebend sein, da die Kulturflüssigkeit in allen Gefäßen die gleiche war. Auch die Menge der verunreinigenden Bakterien war überall gleich gering. Der nächstliegende Gedanke war nun, daß gerade diese drei Klone für Stoffe irgendwelcher Art besonders empfindlich seien. Bei den nun folgenden Versuchen, Kopulation zu erzielen, vereinigte ich nicht nur die oben erwähnten Klone, sondern auch diese mit anderen Klonen, in welchen sich keine geschlechtlichen Schwärmer vorfanden. In diesen Doppelklonkulturen trat nun nicht nur sehr reichlich Gametenbildung, sondern auch Zygotenbildung auf. Damit war der weitere Weg gewiesen, da nur noch die Frage zu entscheiden war: Scheiden die Gameten Geschlechtsstoffe ab, welche die vegetativen Individuen zur Bildung von geschlechtlichen Schwärmern anregen oder geht der Anreiz dazu bereits von den ungeschlechtlichen Individuen aus? Zur Entscheidung wurden Zellen (ein Tropfen) aus den Stammklonen von Nr. 2, 4 und 12 sowie von den Klonen 1, 3, 5—11, 13 und 14 dreimal durch destilliertes Wasser schwimmen gelassen (Anlockung infolge der negativen Phototaxis der *Glenodinien*) und hierauf in Schalen überimpft, die Wasser aus einer Lache enthielten, in welcher während der ganzen Beobachtungszeit keine Dinoflagellaten nachgewiesen werden konnten. Dieser Vorgang wurde nach 2 Tagen und nochmals nach 4 Tagen wiederholt. Die so erzielten Kulturen wurden auf das Vorkommen von geschlechtlichen Schwärmern kontrolliert. Als nach 14 Tagen — in der Zwischenzeit wurden die Individuen an jedem 3. Tag übertragen — noch immer keine Gameten festgestellt werden konnten, wurde neuerlich überimpft und die Flüssigkeit der alten Kulturschale zuerst durch Papier, dann durch Chamberlandkerzen filtriert. Von diesen Filtraten der Klonkulturen 1—16 wurde je 1 ccm den neuen Kulturen 1—14 zugesetzt, wobei alle Kombinationen nach dem bekannten Schema durchversucht wurden. Das Ergebnis war, daß die von den Klonen 2, 4 und 12 bzw. 1, 3, 5—11, 13 und 14 ausgeschiedenen Stimulationsstoffe die Klone 1, 3, 5—11, 13 und 14 bzw. 2, 4 und 12 zur Gametenbildung anregten. Tabelle III gibt eine Übersicht dieser Versuche wieder.

Tabelle III.

	2	4	12	3	5	6	7	8	9	10	11	13	14
2	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

— keine Gametenbildung + Gametenbildung

Die Natur des stimulierenden Stoffes ist problematisch. Vorläufig kann nur gesagt werden, daß Erwärmen auf 60° sowie Ansäuern bis auf ein pH von 5,5, trotz nachträglicher Neutralisation, seine Wirksamkeit vernichtet. Wirksam ist er noch in sehr großer Verdünnung: 1 ccm des Filtrates einer 24 Stunden alten Kultur bewirkte noch in einer Verdünnung von $2 \cdot 10^{-3}$ Gametenbildung.

Wie schon erwähnt, werden die (+)- und (—)-Gameten von verschiedenen Individuen hervorgebracht. Die kombinatorisch durchgeführten Kreuzungsversuche, deren Ergebnisse in der folgenden Tabelle IV wiedergegeben sind, dürften dies beweisen.

Tabelle IV.

	2	4	12	3	5	6	7	8	9	10	11	13	14	15	16
2	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

— keine Kopulation + Kopulation

Schon bei diesen ersten Versuchen fiel es auf, daß die Individuen welche die eine Gametensorte bilden, bedeutend seltener sind. Obzwar es schon verhältnismäßig spät im Jahre war, wurde *Gl. lubiniensisiforme* noch in fünf Lachen in der weiteren Umgebung von Aspach vorgefunden. Um das angedeutete Verhalten neuerdings zu überprüfen, wurden neue Klonkulturen angelegt, wobei als Ausgangsstück diesmal nicht eine Cyste, sondern ein vegetatives Individuum verwendet wurde. Mit diesen Klonen (17—58) wurden nun Sexualstimulationsversuche durchgeführt, wobei als Test die Filtrate von 2, 4 und 12 für (+)-, und von 1, 3 und 5 für (—)-Individuen verwendet wurde. Die Nummern 23—29, 32 und 40—47 mußten ausgeschieden werden, da hier überhaupt keine Gametenbildung auftrat (zu kurze Vegetationsperiode?). Das Ergebnis ist in Tabelle V zusammengestellt.

Tabelle V.
Geschlecht der Klone und Zeitpunkt der Prüfung.

1	(—)	23.8.		15.9.	30	(—)	5.9.	
2	(+)	23.8.	7.9.	15.9.	31	(—)	7.9.	16.9.
3	(—)	24.8.			32	(—)	7.9.	
4	(+)	23.8.	7.9.		33	(—)	7.9.	14.9.
6	(—)	25.8.	7.9.	16.9.	34	(—)	7.9.	
7	(—)	25.8.			35	(—)	6.9.	
8	(—)	23.8.	7.9.		36	(—)	5.9.	14.9.
9	(—)	24.8.			37	(—)	5.9.	
10	(—)	24.8.			38	(—)	5.9.	
11	(—)	23.8.			39	(—)	5.9.	
12	(+)	23.8.	6.9.	15.9.	48	(+)	6.9.	15.9.
13	(—)	23.8.			49	(—)	10.9.	
14	(—)	23.8.	6.9.		50	(—)	10.9.	15.9.
15	(—)	24.8.			51	(—)	5.9.	
16	(—)	23.8.		15.9.	52	(—)	5.9.	16.9.
17	(—)		6.9.	14.9.	53	(—)	5.9.	
18	(—)		6.9.		54	(—)	5.9.	
19	(—)		5.9.		55	(—)	5.9.	
20	(+)		5.9.	14.9.	56	(—)	6.9.	16.9.
21	(+)		5.9.	14.9.	57	(—)	5.9.	
22	(—)		5.9.		58	(—)	5.9.	

Daraus ergibt sich, daß das Verhältnis zwischen (+)- und (—)-Individuen [(+) und (—) sind willkürlich bestimmt] nach dieser Versuchsreihe ca 1:7 war. Dieses auffallende Mißverhältnis zwischen der Zahl von (+)- und von (—)-Individuen dürfte vielleicht den Umstand erklären, daß das Zustandekommen von Kopulationen bisher der Beobachtung entgangen ist. Das Überwiegen des einen Geschlechtes kann vielleicht damit zusammenhängen, daß bei der Zygotenkeimung in der Regel mindestens zwei von den vier genotypisch determinierten (s. weiter unten) Keimischwärmern abortieren.

Nach einiger Zeit des freien Umherschwärmens kommt es zur Kopulation. Dabei legen sich beide Gameten mit der Ventralseite aneinander, oft nachdem sich vorher ihre Geißeln verklebt haben. Der Geißelapparat verschwindet aber bald. Er dürfte möglicherweise eingeschmolzen werden, da nie ein Abwerfen der Flagellen festgestellt werden konnte (Fig. 3, 6, 7). Nach 30—40 Minuten sind die Gameten zu einer kugelförmigen Zygote vereinigt, welche sich alsbald mit einer einfachen Membran umgibt. Diese ist nicht gleichmäßig dick, sondern hat auf der Innenseite unregelmäßig fleckenförmige Tüpfel. Die reife Zygote erscheint hauptsächlich infolge der bräunlichen Haut gefärbt. In ihrem Plasma lassen sich im Leben außer Chromatophoren und Öltropfen keine besonderen Einschlusstoffe unterscheiden (Fig. 3, 9). — Die nicht zur Kopulation gelangten Gameten gehen zugrunde.

Nach einer Ruhepause von mindestens 10 Tagen erfolgt unter den im dritten Abschnitt angeführten Bedingungen die Keimung der Zygote. Der Keimungsvorgang wird durch Abhebung des ungeteilten Zygotenprotoplasten von der Membran eingeleitet. Gleichzeitig erfolgt im Zwischenraum zwischen Cytoplasten und Wand Ausscheidung von Gallerte. Diese ist es offenbar, welche durch Steigerung des Quellungsdruckes die Zygotenwand sprengt (Fig. 3, 10). Nachdem die Wand in drei Stücke zerrissen ist, liegt der kugelige Protoplast frei von einer ziemlich mächtigen Gallertmasse umgeben. In dieser Masse vollzieht sich eine schizogone, sukzedane Tetradenteilung, die die Ausbildung von vier gymnodiniumartigen Keimschwärmern zur Folge hat. Dabei wird auch die Reduktionsteilung vorgenommen. Die Bildung dieser Keimschwärmer nimmt eine Zeit von 3—5 Stunden in Anspruch (Fig. 3, 11—14). Von den vier Keimschwärmern gehen regelmäßig zwei, selten drei zugrunde. Die übriggebliebenen werden nach ca. einer Stunde frei beweglich und unterscheiden sich von den vegetativen Schwärmern höchstens durch die etwas größere Dicke. Nach 8 bis 24 Stunden haben sie sich mit einem neu ausgeschiedenen Panzer umgeben und sind somit wieder in den vegetativen Kreislauf von *Gl. lubiniensiforme* getreten. Ein kleiner Unterschied besteht wohl darin, daß die aus den Keimschwärmern hervorgegangenen vegetativen Zellindividuen plumper als die aus Cysten (s. unten) entstandenen Generationen erscheinen. Erst nach der nächsten Bildung vegetativer Schwärmer wird die normale Gestalt der bepanzerten Zellen wiederhergestellt.

Aus den im vorstehenden angeführten Versuchen, sowie aus der an anderem Ort genauer zu schildernden Tatsache, daß die Reduktionsteilung in der keimenden Zygote vorgenommen wird, gewinnt

die von Groß ausgesprochene Ansicht über die Geschlechtsbestimmung von *Noctiluca miliaris* an Wahrscheinlichkeit. Ich kann somit auch für *Gl. lubiniensiforme* eine genotypische Geschlechtsbestimmung annehmen.

6. Die Cystenbildung.

Außer den hier geschilderten Vermehrungs- und Fortpflanzungsarten wird in den ontogenetischen Entwicklungskreis von *Gl. lubiniensiforme* noch ein Cystenstadium periodisch eingeschaltet. Die Cysten werden innerhalb des Hüllpanzers der vegetativen Individuen durch Kontraktion und intrazelluläre Behäutung des Plasmas gebildet. Es ist als bemerkenswert hervorzuheben, daß an dieser Kontraktion nur der innere Teil des Cytoplasten beteiligt ist. Der Kontraktion geht in der peripheren Zone des Protoplasten eine Lakunenbildung voraus, die eine Trennung eines schmalen protoplasmatischen Wandbelages (Periplasmas), welcher nie Chromatophoren enthält, vom übrigen Cytoplasten zur Folge hat (Fig. 2, 12). Dieser letztere umgibt sich nun, nachdem er sich vom Wandbelag völlig getrennt und abgerundet hat, mit einer homogenen, nicht aus Platten zusammengesetzten Cystenwand (Fig. 2, 13). An dieser ist eine Intine, selten eine Exine, immer aber ein Perispor mit warzigen Vorwölbungen zu unterscheiden (Fig. 2, 14). Die Struktur des Perispor geht höchstwahrscheinlich auf die modellierende Tätigkeit des periplasmatischen Wandbelages zurück.

Die Cystenkeimung erfolgt unter Sprengung der Membran in zwei, manchmal in vier Teile, wobei auch hier Gallertausscheidung den nötigen Innendruck besorgt. Bei der Keimung der Cyste wird der Protoplast in zwei Hälften geteilt, die sich wiederum in gymnodinium-artige Schwärmer umwandeln. Nach Sprengung der Cystenwand treten sie als schwärmende Stadien ins Freie und entwickeln sich durch Ausscheidung eines Plattenpanzers zu vegetativen Individuen. Manchmal tritt aus der Cyste nur ein Schwärmer aus, wenn der zweite während des Keimungsprozesses degeneriert. Wir sehen hiermit, daß überall dort, wo in den ontogenetischen Kreislauf von *Gl. lubiniensiforme* ein schizogener Teilungsprozeß eingeschaltet ist, stets *Gymnodinium*-artige, nackte, begeißelte Schwärmerzellen auftreten.

Zu der Frage über die ökologischen Bedingungen der Cystenbildung sei mir nur der vorläufige Hinweis gestattet, daß Erschöpfung des Nährstoffgehaltes im Vereine mit Anhäufung von Stoffwechselprodukten (keiner der beiden Faktoren für sich allein) Cystenbildung hervorrufen.

die Größenordnung vorliegender Art regulierend einwirkt. Bei der vegetativen Zellteilung nimmt nämlich die Größe der aufeinanderfolgenden Zellindividuen, infolge der jeweiligen Rekonstruktion der neuen Tochterhälften, zu. Besonders auffallend ist diese Erscheinung dann, wenn bei Teilungshemmung und nur schwacher Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit — auf die Gründe wird in einer anderen Veröffentlichung näher eingegangen werden — die Zeit zwischen zwei Teilungen sehr lang wird. Es entstehen dann sehr große Zellen mit sehr breiten Interkalarstreifen. Daß der Größenzuwachs jedoch nicht maßgebend für den regelmäßigen Wechsel zwischen vegetativer Zellteilung und ungeschlechtlicher Schwärmerbildung sein kann, erhellt auch aus der Tatsache, daß regelmäßig nach sechs, selten sieben Zellteilungen, gleichgültig, ob das Zellvolumen 50000 oder 170000 μ^3 beträgt, Schwärmerbildung eintritt. In physiologischer Hinsicht sei nur die Feststellung hervorgehoben, daß der Änderung der Teilungsform Änderungen in der Plasmaquellbarkeit vorangehen.

Ungünstige Bedingungen führen zur Ausbildung von Cysten. Da im Freilande diese Erscheinungen, namentlich bei Massenvegetationen, regelmäßig auftreten, ist die Cystenbildung in den normalen Entwicklungszyklus einzubeziehen.

Anders scheint es sich nach den vorliegenden Beobachtungen mit der geschlechtlichen Fortpflanzung zu verhalten. Gameten entstanden wohl auch in einer nährstoffarmen Lösung, doch treten sie offenbar nur sehr selten auf. Ich konnte sie nur im August 1932, nicht aber in den Untersuchungsjahren 1931 und 1934 beobachten. Diese Feststellung steht wohl im Einklange mit den bisherigen Erfahrungen über die großen Schwierigkeiten, die sich der Aufdeckung sexueller Vorgänge bei den pflanzlichen Dinoflagellaten entgegenstellen. Es ist unwahrscheinlich, daß bloß die Konstellation der im Laboratorium geschaffenen Umweltsbedingungen dafür verantwortlich zu machen ist. Eher ist anzunehmen, daß die Sexualrate bei den Dinoflagellaten, ähnlich wie bei den anderen stärker abgeleiteten Protophytengruppen, abgeschwächt ist. Bemerkenswert ist das Abortieren zweier von den vier in der Mutterzelle angelegten Gameten. Eine weitere Besonderheit ist die größere Letalität der einen, willkürlich als (+) angesprochenen Sorte von Individuen (s. S. 186). Zu welchem Zeitpunkte allerdings die Empfindlichkeit der „(+)-Individuen am größten ist, ob nur bei der Tetraden- teilung oder auch später, konnte nicht entschieden werden. Für *Gl. lubiniensisiforme* läßt sich annehmen, daß sich der normale Entwicklungsablauf zwischen vegetativer Zellteilung und asexueller Schwärmerbildung

abspielt, und daß der Sexualakt wohl zum vollständigen ontogenetischen Zyklus gehört, aber selten in diesen eingeschaltet wird. Dagegen bedeutet die Cystenbildung für diesen Organismus ein im Entwicklungsgang regelmäßig wiederkehrendes Ruhestadium. Ich habe versucht, das hier Gesagte in Form eines Diagrammes zu veranschaulichen (Fig. 4).

Der komplexe und zyklische Ablauf der Zellteilungs- und Schwärmerbildungsfolgen bei *Gl. lub.*, die, wie aus der Feststellung des Ortes der Reduktionsteilung hervorgeht, alle innerhalb der Haplophase ablaufen, legt den Gedanken nahe, daß wir es mit einem relativ stärker abgeleiteten Organismus zu tun haben. Diesen Schluß wird man auf die ganze Gruppe der gepanzerten Dinoflagellaten ausdehnen dürfen. Der behütete Typus läßt schon auf Grund des komplizierten Plattenaufbaues des Hüllpanzers eine höhere Organisationsstufe innerhalb der Monadophyten erkennen. Dazu kommt die Verschiebung des Teilungsspaltes in die nahezu quergelegene Äquatorialebene sowie die Koordinierung des Teilungsprozesses mit der geregelten Rekonstruktion der fehlenden Panzerplatten an den neu heranwachsenden Zellhälften. Einen ursprünglichen Charakter weist dagegen die ungeschlechtliche Schwärmerbildung auf, denn hier erfolgt die Spaltung des kontrahierten Cytoplasten nahezu in der Richtung der Längsachse (Längsspaltung) und außerdem ist bei diesem schizogonen Vorgang die Panzerhülle unbeteiligt. Dieses Verhalten klingt also noch an die Längsspaltung der ursprünglichen nackten oder mit einfacher Hülle versehenen Flagellaten an. Ein noch primitiveres Organisationsmerkmal spiegelt sich in der Entstehungsweise der Gameten. Hier macht der ebenfalls von der Panzerhülle losgelöste Cytoplast zweimal hintereinander eine Längsspaltung durch, woraus vier nackte, begeißelte Gameten hervorgehen. Auch das Übergreifen der Längsfurche auf die obere Hälfte der Gametenzellen spricht für ihren phylogenetisch älteren Charakter, den sie noch bewahrt haben. Da dieses Furchenmerkmal sowohl bei den vegetativen als auch bei den Keimswärmern fehlt, haben die Gameten als die älteste Organisationsphase im ontogenetischen Wechsel von *Gl. lubiniensisforme* zu gelten. Der Umstand schließlich, daß sowohl die Schwärmerphasen, als auch ganz besonders die Gametenbildung stärker in den Hintergrund des ontogenetischen Geschehens treten, scheint mir ein Hinweis darauf zu sein, daß die vegetative bepanzerte Zellform von *Gl. lubiniensisforme* eine verhältnismäßig rezente Erscheinungsform vorstellt. Diese Betrachtung wäre geeignet, den Entwicklungskurs, den die pflanzlichen Dinoflagellaten genommen haben, zu verstehen. Vor allem scheint mir die Annahme

naheliegend, daß bei den höher organisierten Peridineengattungen die Sexualität noch stärker abgeschwächt sein kann. Das wäre der Grund, weshalb diese Organismen allen bisherigen Versuchen, einen Sexualakt zu finden, Trotz geboten haben.

Bemerkungen zu den Abbildungen: Die Abbildungen 1—3 sind leicht schematisiert und nach den Originalskizzen, die ich vom lebenden und gefärbten Material zwischen den laufenden Beobachtungen angefertigt habe, kombiniert entworfen. Am stärksten schematisiert sind die Kernteilungsbilder in Fig. 2 und 3; somatische wie Reduktionsteilung sollen später unter Bezugnahme auf die Darstellung, die Köhler-Wieder von der Mitose des *Glenodinium pulvisculus* gibt, genauer geschildert werden.

Literaturverzeichnis.

- Dogiel, V., Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel **18** (1906). — Eckert, F., *Volvox aureus*. Mikrokosmos **28** (1934/35). — Entz, G., Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math. und Naturw. Berichte aus Ungarn **25** (1907). — Groß, F., Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Noctiluca miliaris*. Arch. f. Protokunde **83** (1934). — Jollos, v., Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protokunde **19** (1910). — Kißkalt, H., und Hartmann, M., Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. 2. Teil, Protozoologie von M. Hartmann, 3. Aufl., Jena 1915. — Köhler-Wieder, R., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung der Peridineen. Österr. bot. Ztschr. **86** (1937). — Kostka, G., Praktische Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Handb. f. d. prakt. Naturw. Arb. **17/18** (1929). — Schiller, J., *Dinoflagellatae*. Rabenhorst Kryptogamenfl. **X/3** (1935). — Zederbauer, E., Geschl. und ungeschl. Fortpflanzung von *C. hirundinella*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **22** (1904). — Lindemann, E., *Peridineae (Dinoflagellatae)*, in Engler-Prantls Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 2. Bd. (1928). — Fritsch, F.E., Structure and reproduction of the algae. Vol. I, Cambridge 1935. — Schilling, A. J., *Dinoflagellatae (Peridineae)*, in Paschers Süßwasserflora, H. 3 (1913). — Chatton, E., Les *Peridiniens parasites*. Arch. de zool. exper. et générale **59** (1920). — Kniep, H., Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena 1928. — Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl., 1. Bd., Jena 1922. — Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl., Wien 1935.

Untersuchungen an Pflanzenzellen im Dampfraum¹⁾.

Von **Erika Laué**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 8 Abbildungen im Text.

In der folgenden Studie, die auf Beobachtungen von Renner (1932) aufbaut, wurde die Schrumpfelungsweise verschiedener Pflanzenzellen und die Beziehungen zwischen Grenzplasmolyse und Grenzschrumpfung näher untersucht. Da Renner fand, daß Luftblasen schon bei verhältnismäßig geringer Saugspannung in Pflanzenzellen auftreten können, war es die weitere Aufgabe, die niedrigste Saugspannung, bei der Luftblasen in Flechten- und Mooszellen vorkommen können, festzustellen.

Die vorliegenden Untersuchungen sind in der Botanischen Anstalt der Universität Jena ausgeführt. Herrn Professor Dr. Renner, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, danke ich herzlich für seine Hilfe.

Methodik.

Die kleinsten Objekte wurden auf hohlgeschliffenen Objektträgern (vgl. Renner 1919 und 1932) beobachtet. In die Höhlung, die mit Hahn fett umrandet war, wurden ein oder zwei Tropfen Lösung gesetzt, auf das Deckglas das zu untersuchende Objekt gelegt, und dann das Deckglas mit dem Objekt nach unten auf den Hahn fetttrand aufgedichtet. Die Zäpfchenrhizoiden von *Marchantia* wurden mit Gelatine am Deckglas befestigt, Algenfäden und *Tradescantia*-Staubfädenhaare hafteten durch Adhäsion. Bei der Untersuchung von *Funaria*-Blättern dagegen wurden umgekehrt die Lösungstropfen an das Deckglas und die Blättchen in die Objektträgerhöhle gebracht. Kontrollversuche mit Algen und *Tradescantia*-Staubfädenhaaren wurden auch in der für *Funaria*-Blättchen beschriebenen Art ausgeführt. Die Objektträger wurden, wenn es das Objekt erlaubte, in einer Zigarrenschachtel, die mit Watte und Papier ausgelegt war, aufbewahrt. Die Glasschälchen, die Renner (1915 und 1932), Mägdelfrau (1931) und Zeuch (1934) für Kulturzwecke angeben, verwendeten wir nur für Untersuchungen mit *Trentepohlia* und mit Blättern von *Mesembrianthemum*. Hauptsächlich wurde mit kleinen Kammern aus Metall und Glas²⁾ (weiterhin Metallkammern genannt) gearbeitet.

1) Erschienen als Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Schiller-Universität zu Jena.

2) Für Ratschläge und Hilfe bei der Herstellung der Metallkammern danke ich Herrn Dr. F. Köhler (inzwischen verstorben) und Herrn cand. rer. nat. W. Hertel.

Die Seitenwände dieser Kammern bestanden aus einem verzinnnten Messingring von 1,8 cm Durchmesser und 0,6 cm Höhe. An zwei gegenüberliegenden Stellen wurde innen je ein Metallhaken angelötet. Um ein leichtes Abfließen der Lösungen zu erreichen, waren die Ringe mit einem Kitt aus Kolophonium und Wachs überzogen und auf ebenso behandelten Objektträgern aufgesetzt. Glasbrücken, aus Deckgläsern geschnitten, wurden mit dem Kolophoniumwachsgemisch auf die Metallhaken aufgekittet, die Ränder der Ringe mit Hahnfett bestrichen und darauf die Deckgläser aufgedichtet. Unter der Glasbrücke wurde der Kolophoniumwachsüberzug mit einer Präpariernadel aufgeritzt, damit die Flüssigkeit sich ausbreiten konnte und nicht eine stark konvexe Oberfläche bekam. Die Salzlösung füllte die Kammer bis dicht unter der Glasbrücke, auf die das zu untersuchende Objekt gelegt wurde. Auch der Abstand Glasbrücke-Deckglas war so klein wie möglich, um einen recht kleinen Dampfraum über der Lösung zu haben und Fehler, die durch zu langsame Sättigung entstehen, zu vermeiden oder doch auf ein Mindestmaß einzuschränken. Die Lösungen wurden als volumenmolare hergestellt.

Was für Saugkraftunterschiede mit diesen Metallkammern noch erfaßt werden können, wurde mit der Kapillarmethode von Ursprung und Blum (1930) festgestellt. Die Kapillaren waren aus gereinigtem Jenaer Geräteglas gezogen, etwa 6 mm lang und hatten einen inneren Durchmesser von 0,30—0,32 mm. Eine Kapillare wurde mit der Bodenlösung der Ringkammer gefüllt und als Vergleichskapillare verwendet, eine zweite enthielt eine schwächer oder stärker konzentrierte Lösung; die Tropfenlänge in den Kapillaren betrug ungefähr 5,3 mm. Beide Kapillaren wurden auf die Glasbrücke gelegt und darauf die Kammer mit einem Deckglas verschlossen. Dann wurde die Länge der Tropfen unmittelbar oder — in späteren Versuchen — durch Messung des Abstandes der Tropfengrenze vom Kapillarenrand mit dem Zeiss-Schraubenokularmikrometer (Ramsden) in Teilstrichen der 100 teiligen Trommel bei 60facher Vergrößerung bestimmt. Nach 16 Stunden — so lange blieben auch die pflanzlichen Objekte meistens in den Kammern — war die Verkürzung oder die Verlängerung des Tropfens in der Kapillare entsprechend der Erwartung allermeistens deutlich. In der Vergleichskapillare fand meistens eine geringe Verkleinerung der Tropfenlänge statt, die 0—9 Teilstriche der Trommel des Okularmikrometers betrug; Eine Verlängerung des Kontrolltropfens trat nur in 6 von 30 Versuchen ein. Bei den in der folgenden Tabelle zusammengestellten Messungen sind die Werte durch die an den Vergleichskapillaren abgelesenen Fehler korrigiert. Mit jedem Konzentrationsunterschied wurden sechs Messungen gemacht. Weit aus der Reihe herausfallende Einzelergebnisse sind in der Tabelle übergangen; in der letzten Reihe waren es nicht weniger als 3 von 6, hier ist also die Methode nicht mehr zuverlässig.

Konzentr. d. Kapillare — Konzentration d. Bodenlösung in mol NaCl	}	— 0,03	+ 0,03	— 0,02	+ 0,02	— 0,01	+ 0,01
		— 52	+ 52	— 49	+ 49	— 16	+ 21
		— 60	+ 63	— 37	+ 27	— 21	+ 18
Längenänderung des Tropfens in der Kapillare in Teilstrichen korrigiert		— 44	+ 63	— 48	+ 36	— 18	+ 14
		— 75	+ 51	— 42	+ 27	— 14	
	}	— 44	+ 56	— 42	+ 31	— 24	
			+ 54	— 29			
Durchschnitt		— 55	+ 56	— 41	+ 34	— 18	+ 18

Konzentrationsunterschiede von 0,02 mol NaCl können also mit diesen Metallkammerchen an der relativen Höhe des Dampfdrucks sicher ermittelt werden, während bei einer Differenz von 0,01 mol die Ausschläge unsicherer werden. Für unsere Zwecke genügt das, besonders deswegen, weil Moosblätter, Algenfäden usw. mit ihrer großen Oberfläche für die Versuchsanstellung viel günstigere Objekte sind als die engen Kapillaren mit ihren schmalen Menisken. Die Modellversuche zeigen auch, daß sich annäherndes Gleichgewicht in den kleinen Kammern innerhalb der gewählten Zeitspanne einstellt (vgl. dazu Hertel in einer demnächst erscheinenden Arbeit); die Plus- und die Minuswerte könnten sonst nicht praktisch gleich sein.

Um die Lösung innerhalb einer Kammer und damit den Dampfdruck verändern zu können, ohne die Kammer völlig zu öffnen, wurde mit kleinen Schälchen gearbeitet, die entsprechend den von Renner (1915 und 1932) und von Mägdelfrau (1931) verwendeten hergestellt waren: Ein Deckglas als Objektträger wurde mit Pizein an einen kurzen Glasstab gekittet, und dieser ebenso auf den Boden eines Schälchens befestigt, das mit Hahnfett und einem größeren Deckglas luftdicht verschlossen werden konnte. Die Lösung wurde durch einen angeschmolzenen Trichter mit Glashahn in das Schälchen eingeführt und konnte an der entgegengesetzten Seite durch ein angeschmolzenes kleines Glasrohr und aufgesetzten Gummischlauch mit Quetschhahn wieder abgelassen werden.

Daneben wurde ein ähnliches Gefäß aus Metall verwendet, das Herr W. Hertel für seine Versuche gebraucht hatte. Es bestand aus einem Metallring (Höhe 0,6 cm und Durchmesser 1,5 cm) mit Glasbrücke auf einem Objektträger wie die vorher beschriebenen Metallkammern, hatte aber an zwei Stellen unterhalb der Glasbrücke eine Ab- bzw. Zulauföhre eingelötet. Die Lösung wurde mit Hilfe eines kleinen Metalltrichters und eines kurzen Gummischlauches in das Gefäß gebracht und konnte durch das gegenüberliegende Röhrchen, das mit Gummischlauch und Quetschhahn versehen war, wieder abgelassen werden.

Mit Hilfe der zuletzt beschriebenen Kammern war es möglich, Moosblätter auf dem Objektträger über einer bestimmten Lösung schrumpfen zu lassen, und ohne die Kammer zu öffnen (nur für einen Augenblick braucht der Deckglasverschluß etwas gelockert zu werden) die Lösung zu wechseln und nun das Objekt wieder schwellen zu lassen. Auf diese Weise kann der Rückgang einer Deformation beobachtet, und Luftblasen, die beim Austrocknen in der Zelle entstanden sind, sichtbar gemacht werden. Die Untersuchungsart mit dem Ablaufgefäß aus Glas macht keinen Anspruch auf große Genauigkeit betreffs des Dampfdruckes, dazu ist der Dampfraum über der Lösung zu groß, eine Sättigung und auch das Einstellen eines Gleichgewichtes zu langsam; aber sie reicht vollkommen aus, um Vorgänge beim Schwellen oder Schrumpfen zu beobachten, ohne das Objekt herauszunehmen oder die Kammer zum Wechseln der Lösung völlig öffnen zu müssen, wodurch weit größere Fehler entstehen können.

I. Das Schrumpfen von Pflanzenzellen.

1. Algenfäden.

Von fadenförmigen Algen, wie *Trentepohlia*, und ebenso von mehrzelligen Haaren ist bekannt, daß ihre Zellreihen sich beim Schrumpfen der Länge nach einfalten (Fig. 1b, von *Cladophora*) und zuletzt unregelmäßig zerknittern. Die charakteristischen Endstadien sind z. B. von vertrockneten *Digitalis*-Haaren oft abgebildet worden. Die Zellen

werden zu dünnen Bändern zusammengedrückt, und weil die Ebene, in der die Abflachung erfolgt, von Zelle zu Zelle wechselt, entstehen Bilder,



Fig. 1. Zellfäden von *Cladophora*. *a* glatt; *b* geschrumpfelt mit Längsfalten; *c* und *d* stark deformiert, bandförmig.

wie Fig. 1*d* von *Cladophora* zeigt. Eine Verkleinerung der Querwände der Zellen tritt erst bei starker Schrumpfung ein (Fig. 1*c*). Wie *Trentepohlia* und *Cladophora* verhält sich auch *Oedogonium*.

Ein anderes Bild zeigen dagegen die *Zygnemales*. Die erste eben sichtbare Deformation bei *Spirogyra* ist dadurch

charakterisiert, daß die Zellfäden an den Querwänden etwas eingezogen sind, ohne jede Spur von Fältelung an den Längswänden (Fig. 2*b, c*). Die Grenzschrumpfung stellte sich bei der verwendeten Art über einer Lösung von 0,3 mol Rohrzucker ein. Auch wenn bei weiterem Wasserentzug die Zellen sich der Länge nach vom Rande her abplatten (Fig. 2*d*), bleibt die Kontraktion der Querwände erhalten. Wie *Spirogyra* verhalten sich *Mougeotia* und *Zygnema*!



Fig. 2. *Spirogyra*. *a* glatt über 0,2 mol Rohrzucker; *b* Grenzschrumpfung über 0,3 mol Rohrzucker; *c* stärker geschrumpfelt; *d* stark geschrumpfelt, auf den Seiten flach.

Die Querwände der *Zygnemales* sind demnach

besonders stark gedehnt, oder sie sind besonders quellbar und verlieren ihr Quellungswasser leichter als die der anderen geprüften Algen. Ihre Mizellarstruktur wäre dann wohl von anderem Typus als gewöhnlich. Die Verkürzung der Zellfäden bei völliger Entspannung ist unbedeutend, sie beträgt etwa 5%.

2. Haare.

a) Staubfädenhaare von *Tradescantia albiflora* und *Tradescantia virginica*.

Eine eigenartige Deformation weisen die aus tonnenförmigen Zellen bestehenden Staubfädenhaare von *Tradescantia* auf. Das erste Anzeichen der Schrumpfung sind bei *Tradescantia albiflora* feine Längsfalten am unteren Ende der Zellen, danach treten ebensolche Fältchen am anderen Ende auf (Fig. 3a) und zuletzt sind die Zellen der ganzen Länge nach durch Falten gestreift (Fig. 3b). Auch beim ganzen Faden schreitet die Fältelung der Zellwände vom Grund zur Spitze fort (Fig. 3a, b); ob das an einer Zunahme des osmotischen Wertes von unten nach oben oder an geringerer Deformierbarkeit der kleineren, fast kugeligen oberen Zellen liegt, ist nicht untersucht. Bei sehr starker Schrumpfung sind bei den untersuchten *Tradescantia*-Arten die Zellen abgeflacht, und der Protoplast, ähnlich wie bei den *Zygnemales*, in die Mitte der Zellen gedrückt.

Die Fältelung der Zellwände rührt wohl von der Beziehung der Zellulosemembran zu der Kutikula her. Wie Martens (1931) durch Plasmolyseversuche ermittelt hat, sind die Zellulosewände dieser Haare im turgeszenten Zustand sehr stark gedehnt. Bei Wasserverlust der Zellen in Luft kontrahieren sie sich deshalb beträchtlich, ohne daß die weniger gedehnte Kutikula ihnen bei der Entspannung ganz folgen kann. So löst sich die Kutikula stellenweise von der Zelluloselamelle ab und legt sich in Falten. Nach Martens kommt Ablösung der Kutikula

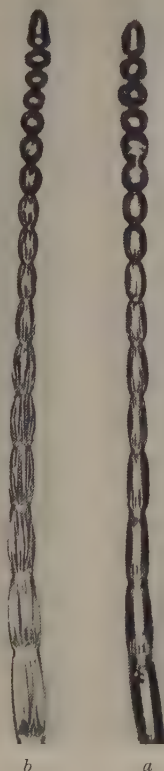


Fig. 3. Staubfadenhaar; *Tradescantia albiflora*. a: die oberen Zellen noch prall, die unteren im Beginn der Schrumpfung, mit Längsfältchen am Grund der Zellen; b: die meisten Zellen über die ganze Länge längs gefältelt.

an bestimmten Stellen, nämlich in der nächsten Nähe der Querwände, auch beim Einlegen der Haare in destilliertes Wasser vor (Fig. 43 bei Martens). Bei Wasserzugabe vermag die schwellende Zelle diese Falten der wenig elastischen Kutikula nicht mehr ganz auszugleichen. Sogar wenn geschrumpelte, stark deformierte Fäden in Wasser erhitzt wurden, verschwand die Fältelung nicht vollständig.

An geschrumpelten Fäden tritt nach Überführung in Wasser und dann in hypertonische Salzlösung (0,25 mol NaCl) mit Sicherheit die auffallende, vollkommene Abhebung der Zellulosehaut von der Kutikula ein, die Martens beschrieben hat, und die auch Küster nach Martens erwähnt (1933, S. 28). Durch Drücken auf das Deckglas lassen sich die entspannten Zellen innerhalb des zu weit gewordenen Kutikulaschlauches hin- und herschieben.

Eine besonders auffällige Erscheinung an den im Exsikkator schrumpfenden Haaren ist aber das Auftreten von Flüssigkeitstropfen, das bei *Tradescantia albiflora* meistens am Grunde der Zellen, wie die Fältelung der Membran, bei *Tradescantia virginica* aber an verschiedenen Stellen der Zellen beginnt und sich über die ganze Zelle fortsetzt, bis die ganzen Fäden in einer Hülle von Flüssigkeit liegen. Die Flüssigkeitstropfen können bei *Tradescantia virginica* farblos oder gefärbt sein. Diese Flüssigkeitsausscheidung tritt über 0,15, 0,2, 0,3 und 0,4 mol NaCl etwa 30 Minuten nach dem Einlegen der Fäden in den Exsikkator, auf. Über 0,5 mol NaCl und in noch trockenerer Luft wurde sie, jedenfalls infolge der raschen Verdunstung, nicht beobachtet. Bei starker Belichtung (Sonnenlicht, Lampenlicht 2000 Lux), bei Erwärmung und bei Aufheben des Deckglases verschwinden die Tropfen mehr oder weniger schnell, und treten dann bei entgegengesetzter Behandlung (Abkühlung, Verdunkelung, Schließen des Deckglases) an denselben Stellen wieder auf. Um Wasserausscheidung kann es sich hier nicht handeln, die umgebende Luft ist ja nicht dampfgesättigt. Was austritt muß eine Lösung sein. Irgendwie wird das Plasma permeabel, so daß Zellsaft auftreten kann. Daß die Flüssigkeit bei *Tradescantia virginica* oft farblos ist, erklärt sich teilweise vielleicht daraus, daß die Kutikula den Anthozyanfarbstoff schwer durchtreten läßt, wie schon Martens, S. 36, hervorhebt und wie auch an durch Hitze getöteten Zellen leicht zu sehen ist. Zu Beginn der Tropfenausscheidung ist die Plasmabewegung in den Zellen noch recht lebhaft. Sie wird aber allmählich langsamer und hört schließlich auf, die Zellen sterben also wohl langsam ab, und schon vor dem Absterben wird die Permeabilität schrittweise zunehmen. Ob das

Plasma bei der Fältelung der Kutikula mechanisch geschädigt wird, ist nicht entschieden.

Mit dem eigentlichen Gegenstand unserer Untersuchung hat diese Erscheinung, die eine genauere Analyse verdient, nichts zu tun. Im Vergleich mit den übrigen Objekten ist paradox, daß hier die lebende Zelle außer dem Wasser, daß ihr der nicht dampfgesättigte Raum in Dampfform entzieht, noch Flüssigkeit ausstößt, also stärker schrumpft als sie eigentlich „müßte“. Vielleicht ähneln die Erscheinungen in den Anfangsstadien den Vorgängen bei seismonastischen Reaktionen. Weiterhin handelt es sich aber bei diesen ausgewachsenen, kurzlebigen Blütenorganen wohl um einen Absterbeprozess.

b) Blasenhaare von *Mesembrianthemum cristallinum*.

Daß die Blasenhaare von *Mesembrianthemum cristallinum* auffällig lange keine Faltung der Membran zeigen, erwähnt Holle (1915, S. 76). Er beobachtete eine basale Zone des Haares, die sich je nach dem Wasservorrat ein- und ausfaltet. Es war interessant zu untersuchen, wieviel Wasser die Blätter von *Mesembrianthemum cristallinum* bis zum Anfang einer Schrumpfung ihrer Blasenhaare abgeben können. Das Eindellen beginnt an der Unterseite der Blasen. Das Protokoll eines von vier Versuchen sei hier wiedergegeben:

Länge des Blattes: 1,05 cm; Breite: 0,75 cm und 0,55 cm; Dicke an der Basis: 0,2 cm; Dicke an der Spitze: 0,15 cm.

Gewicht des frisch abgeschnittenen Blattes: $g_1 = 115,8$ mg. Auf dem Objektträger im geschlossenen Waagekasten aufbewahrt; Gewicht nach 16 Stunden bei leichter Schrumpfung der Blasenhaare: $g_2 = 92,6$ mg; also Gewichtsverlust 23,2 mg. In eine mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Petrischale gelegt; Gewicht nach 2 Tagen: $g_3 = 93,3$ mg; also Gewichtszunahme 0,7 mg.

Das Blatt hatte somit in 16 Stunden 20% des Frischgewichtes g_1 verloren und darauf in 2 Tagen nur 0,75% des Grenzschrumpfungsgewichtes g_2 wieder aufgenommen. Nach 2 Tagen fing das Blatt in der feuchten Kammer an zu verpilzen. Wiederholte Versuche zeigten, daß ein längerer Aufenthalt keine Gewichtszunahme mehr ergibt. Bei einem anderen Versuch verlor ein Blatt sogar 34% seines Frischgewichtes im Trockenraum, bis leichte Deformation der Blasenhaare eintrat.

Bei stark geschrumpften Blasen geht die Schrumpfung in hoher Luftfeuchtigkeit nicht zurück, nur bei ganz leichter Schrumpfung ist das der Fall. Stark geschrumpfte Blasen wurden sogar in Leitungswasser nicht wieder prall, ähnlich wie *Tradescantia*-Staubfädenhaare.

Da die Fältelung der Blasen zuerst an ihrer Basis erfolgt, liegt die Vermutung nahe, daß die Kutikula an dieser Stelle etwas dünner sei. Nach längerer Einwirkung

von Chlorzink-Jod auf *Mesembrianthemum*-Schnitte ist die Kutikula wohl deutlich von der gequollenen Zellulosemembran zu unterscheiden, aber sie ist so dünn, daß man keine Abnahme der Dicke nach der Basis hin erkennen kann. Im polarisierten und ultravioletten Licht (Frey-Wyßling 1935, S. 84) erscheint die Kutikula als ein sehr feines Häutchen. An den Haarfortsätzen, die der Blase aufsitzen, scheint sie, nach Färbung mit Sudan III, meistens etwas stärker zu sein.

In konzentrierter Rohrzuckerlösung (1,5 mol und 2 mol) fallen die Blasen zusammen; die Kutikula ist also wie immer impermeabel für Rohrzucker. Mit dem permeierenden NaCl wurde für das Mesophyll ein durchschnittlicher Grenzplasmolysewert von 1,0—1,2 mol bestimmt, für die Blasen ein solcher von 0,85 mol NaCl.

Unsere Versuche zeigen, daß der Wasservorrat der Epidermisblasen erst bei weitgehendem Wasserverlust des Mesophylls in größerem Maß herangezogen wird. Damit stimmen Beobachtungen von Volkens (1887, S. 53) in Ägypten überein, der mitteilt, daß an einer entwurzelten Pflanze die Blätter „in außerordentlich kurzer Zeit“ vollends verdorrt, wenn die Blasen einmal zusammengefallen waren.



Fig. 4. Zäpfchenrhizoid von *Marchantia* über 2 mol NaCl.

3. Tote Zäpfchenrhizoiden von *Marchantia polymorpha*.

Rhizoiden mit wohlausgebildeten Zäpfchen und ohne Plasma wurden bis zur völligen Wassersättigung in Wasser gelegt und dann auf ein Deckglas mit zwei Gelatine-tropfen angeklebt. Im hohlgeschliffenen Objektträger über 2 mol und 3 mol NaCl verdunstete das umgebende Wasser, ohne daß von den durch Gelatine verschlossenen Schnittflächen her Luft eindringen konnte. Mit der Zeit dellten sich die Wände zwischen den Zäpfchen tiefer und tiefer ein, Luft trat dabei im Inneren nicht auf (Fig. 4). Wie hoch die Saugkraft des umgebenden Mediums wirklich war, ist nicht ermittelt. Durch das von der entquellenden Gelatine gelieferte Wasser mußte die Lösung im Objektträger sich allmählich verdünnen.

Kamerling (1897) und Goebel (1930) vergleichen die Zäpfchenrhizoiden mit den Gefäßen und Tracheiden der höheren Pflanzen. Kamerling weist darauf hin, daß die Zäpfchenrhizoiden Wasser leiten und Wasser speichern können. Je nach dem Überwiegen der einen oder der anderen Funktion findet er einen Unterschied in der Stärke der Wand und in der Länge der Zäpfchen.

Als Leitungsbahnen, die hohe Kohäsionszüge auftreten lassen, wären die Rhizoiden leistungsfähiger, wenn sie zusammenhängende Schraubenleisten als Verstärkung besäßen. Aber gleichzeitig als Wasserspeicher, die sich weitgehend entleeren können, zu dienen, befähigt sie gerade die Unterbrechung der Schraubenzüge. Sollte trotzdem einmal bei sehr starker Beanspruchung Luft in die stark deformierten Rhizoiden eindringen, so kann die Luftblase bei nachfolgender Wasserfüllung durch den Druck der konkaven Wassermenisken beseitigt werden, solange der wassergesättigte Thallus nicht das Wasser der Rhizoiden in Anspruch nimmt.

4. Moosblättchen.

Die Deformation, die die Zellen von Laubmoosblättern beim Austrocknen erleiden, ist von Steinbrinck, Holle, Iljin und Renner beschrieben: Die Außenwände werden aufeinandergepreßt, und der Zellinhalt an den Seitenwänden zusammengedrängt. Die Zellen zeigen dann von der Fläche gesehen, wie in Fig. 5d dargestellt, ein farbloses Feld von einem grünen Saum umgeben. Da beim Austrocknen in trockener Luft die Deformation der zarten Blätter recht schnell vor sich geht, empfiehlt es sich, den Vorgang und ebenso die Schwellung solcher Blätter in Räumen von nicht zu niedriger Luftfeuchtigkeit zu beobachten, nämlich in den kleinen Kammern, die oben schon beschrieben sind. Mit Hilfe von Lösungen läßt sich die jeweils gewünschte relative Luftfeuchtigkeit herstellen, und die Blätter zeigen die dem Dampfdruck über der Lösung entsprechende Schrumpfung. Es lassen sich, ähnlich den Plasmolyseversuchen, Schrumpfungsserien gewinnen: vom prallen wassergesättigten Blatt bis zum sehr stark geschrumpften. Die großen Blattzellen von *Hookeria lucens* sind für solche Schrumpfungsserien besonders gut geeignet. Die Blätter wurden bei diesen Versuchen wassergesättigt, d. h. mit etwas Wasser, das kurz vor dem Auflegen des Deckglases mit Filtrierpapier abgesogen wurde, in die Kammern gebracht, so daß das Blatt zunächst von einer wasserdampfgesättigten Atmosphäre umgeben war. Damit wurde eine zu starke Anfangsschrumpfung vermieden, die leicht entstehen kann, da die Luft über der Lösung anfangs zu trocken ist und sich erst allmählich ein Gleichgewicht Dampfraum — Lösung einstellt.

Blätter von *Hookeria lucens* blieben noch über 0,4 mol Harnstoff prall. Die Außenwände waren konvex nach außen gespannt (Fig. 5a und 6a). In niedrigerer relativer Feuchtigkeit verloren die Zellen ihren Turgor und flachten sich ab. Die erste leichte Ein-



Fig. 5. Blätter von *Hookeria lucens*. *a* über 0,4 mol Harnstoff, die Zellen noch prall und glatt; *b* über 0,56 mol Harnstoff, untere Hälfte geschrumpelt, obere Hälfte glatt; *c* über 0,61 mol Harnstoff, ganz geschrumpelt, schon recht kräftig; *d* Blatt über 2 mol NaCl sehr stark geschrumpelt.

dellung zeigte das Stadium der Grenzschrumpfung an, das bei *Hookeria* sehr gut zu erkennen ist. Über 0,56 mol Harnstoff (Fig. 5*b*) hatte ein

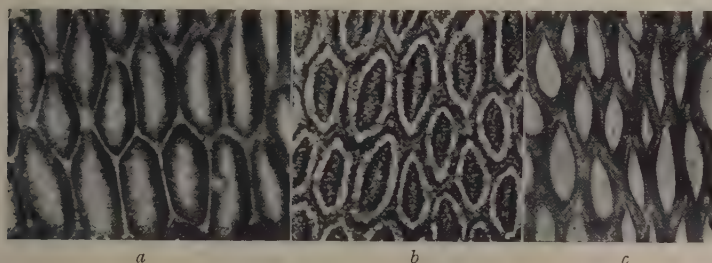


Fig. 6. Zellen von *Hookeria lucens* stärker vergrößert. *a* Zellgruppe aus Fig. 5*a*, über 0,4 mol Harnstoff; *b* Zellgruppe aus Fig. 5*c*, über 0,61 mol Harnstoff; *c* Zellgruppe aus Fig. 5*d*, über 2 mol NaCl.

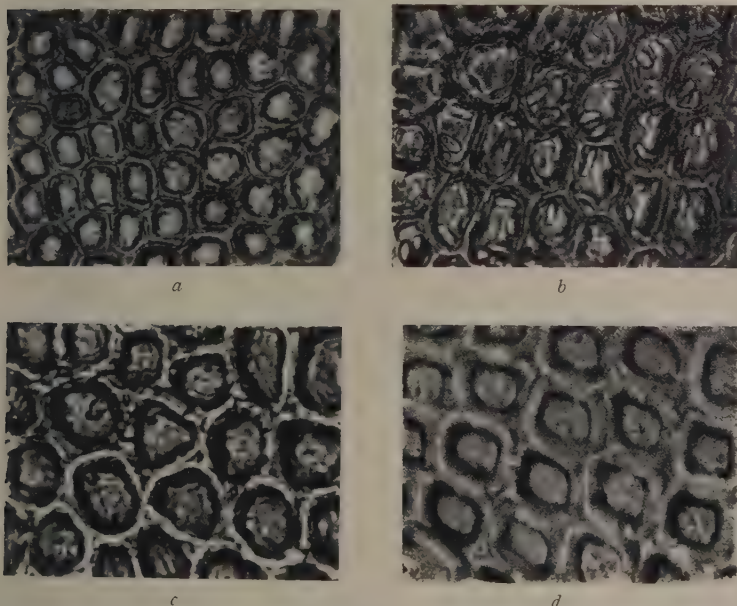


Fig. 7. Zellen aus dem Blatt von *Frullania*. *a* über 0,25 mol Rohrzucker noch glatt; *b* über 0,9 mol NaCl leicht geschrumpft; *c* über 1 mol NaCl stärker geschrumpft; *d* in trockener Luft geschrumpft.

Blatt geschrumpfte Basiszellen, während der obere Teil des Blattes noch glatt war. Über 0,61 mol Harnstoff (Fig. 5*c* und 6*b*) war dann das ganze Blatt stark geschrumpft, über 2 mol NaCl sehr stark (Fig. 5*d* und 6*c*).

Eine entsprechende Schrumpfelungsreihe läßt sich auch mit *Funaria hygrometrica* aufstellen.

Diese Schrumpfelungsweise, das Konkavwerden der Außenwände, zeigen alle untersuchten Moosblätter (*Hookeria*, *Funaria*, *Radula*, *Frullania*). Die Zerknitterung der Zellwände ist bei den einzelnen Pflanzen verschieden stark, da sie von der Wanddicke, Größe der Vakuole und Einschlüssen in der Zelle abhängig ist. Zur Veranschaulichung der Schrumpfelung zeigen Fig. 7a—d Mikrophotographien von *Frullania*-Blattzellen.

II. Änderung des osmotischen Wertes in verschiedener relativer Feuchtigkeit.

Eine Erhöhung des osmotischen Wertes beim Welken und Austrocknen von Algen und Moosen ist mehrfach festgestellt worden. So fand Howland (1929) bei *Trentepohlia aurea*, daß die Zahl der plasmolysierten Zellen abnahm, wenn die Algen im Exsikkator trocken gehalten wurden, während beim Aufenthalt in feuchter Luft das Gegenteil der Fall war (1929, S. 183—187), gleichzeitig stellte er jahreszeitliche Schwankungen der Plasmolysierbarkeit bei dieser Alge fest. Bei Luftalgen mit sehr dichtem Zellinhalt (vgl. Fritsch, 1922; dazu auch Zeuch) fanden Fritsch und Haines (1923) ebenfalls eine allmähliche Abnahme der Plasmolysierbarkeit der Zellen im Trockenraum, was einer Erhöhung des osmotischen Wertes gleichkommt, und eine Änderung der Permeabilität. Ursprung und Blum (1916) und Bächer (1920) wiesen bei den Moosen *Funaria* und *Plagiochila* ein Steigen des osmotischen Wertes mit abnehmender relativer Feuchtigkeit nach. Bei *Plagiochila* konnte Bächer in 100%iger Luftfeuchtigkeit ein Sinken des osmotischen Wertes feststellen. Renner bemerkt (1932, S. 243), daß er bei seinen kurzdauernden Versuchen eine entsprechende Erfahrung nicht gemacht hat.

Um den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert näher zu untersuchen, wurden Fäden von *Trentepohlia aurea*, die in der Umgebung Jena auf Steinen und Mauern reichlich zu finden sind, in die größeren Kammern (vgl. oben) über verschiedene Lösungen gebracht, und der Grenzplasmolysewert von Zeit zu Zeit, im allgemeinen Tag für Tag, bestimmt. In Fäden, die über 0,8 mol Rohrzucker gehalten wurden, war das Hämatochrom häufig in der Zellmitte zusammengedrängt, und an den beiden Zellenden war farbloses Plasma mit den Chloroplasten zu erkennen (vgl. Howland, 1929, S. 176f., Fig. 1D). Diese Fäden plasmolysierten in Lösungen, in denen andere

mit gleichmäßig durch die ganze Zelle verteiltem Hämatochrom noch unplasmolysiert blieben.

Der Versuch, der die auffälligste Änderung des osmotischen Wertes ergab, hatte den in der folgenden Tabelle dargestellten Verlauf:

Tag	Grenzplasmolysewert in mol NaCl	Tag	Grenzplasmolysewert in mol NaCl
13. 11.	2,2	27. 11.	3,2—3,3
14. 11.	2,4—2,5	29. 11.	2,9
15. 11.	2,6—2,7	30. 11.	2,4
16. 11.	2,8	3. 12.	2,1—2,2
18. 11.	2,9	6. 12.	2,1
19. 11.	3,0	7. 12.	2,1
21. 11.	3,1		
23. 11.	3,2—3,3		
26. 11.	3,2—3,3		
27. 11.	3,2—3,3		

Die am 13. Nov. 1935 gesammelten Fäden zeigten Grenzplasmolyse bei 2,2 mol NaCl. Die Fäden wurden nun über 1,4 mol NaCl in den beschriebenen Kammern gehalten, und innerhalb von 10 Tagen stieg der osmotische Wert auf 3,2 mol NaCl und hielt sich weitere 4 Tage auf dieser Höhe. Dieselben Fäden wurden dann am 27. Nov. über 0,8 mol NaCl gelegt, worauf der Grenzplasmolysewert sich innerhalb von 9 Tagen auf 2,1 mol NaCl, also auf die Ausgangsgröße, verminderte.

Andere parallele Versuche mit Ende Januar und im Februar gesammelter *Trentepohlia* zeigten im wesentlichen ein ähnliches Verhalten, doch war das Steigen und Fallen des osmotischen Wertes geringer. Fäden, die 14 Tage lang über 0,6 mol NaCl aufbewahrt waren, zeigten unverändert den Grenzplasmolysewert des frischen Materials von 2,1 mol NaCl, dann wurden sie für 6 Tage über 1,4 mol NaCl gelegt, dabei stieg der osmotische Wert von 2,1 auf 2,4—2,5 mol NaCl und blieb dann unverändert. Bei Fäden, die frisch gleich über 1,4 mol NaCl gehalten wurden, stieg der osmotische Wert ebenfalls von 2,1 auf 2,5 mol NaCl und erhöhte sich, auch wenn die Algen über 2,2 mol NaCl gelegt wurden, nicht weiter. Hier erhöhte sich der osmotische Wert über 1,4 mol NaCl also nur um 0,4 mol NaCl, nicht um 1,0 mol wie im November. Fäden, die frisch mit dem Grenzplasmolysewert 2,1 mol NaCl über 2,2 mol NaCl aufbewahrt wurden, wiesen nach 14 Tagen eine Erhöhung des osmotischen Wertes von 2,1 auf 2,8 mol NaCl auf, also um 0,7 mol NaCl. Wurden sie dann für 14 Tage über 0,6 mol NaCl gehalten, so erniedrigte sich der osmotische Wert wieder auf 2,1 mol NaCl.

Eine Erhöhung des osmotischen Wertes im Trockenraum konnte auch bei Moosblättern festgestellt werden. Blätter von *Funaria*, die nach 14—16 Stunden (auf hohlgeschliffenen Objektträgern) leicht deformiert waren, waren nach 2—3 Tagen glatt, und bei etwas stärker deformierten Blättern war nach 4 Tagen nur noch eine leichte Eindellung zu erkennen. *Hookeria*-Blätter, die nach 2 Tagen an der Basis geschrumpfelt waren, waren nach 8 Tagen glatt.

Für die folgenden Versuche ergibt sich aus diesen Ergebnissen die wichtige Erfahrung, daß in nicht dampfgesättigter Luft der osmotische Wert des Zellsaftes im Lauf von 1—2 Tagen merkbar steigen kann. Um hierdurch entstehende Fehler zu vermeiden, bleiben die *Hookeria*-Blätter in den folgenden Versuchen nur 14—16 Stunden im Exsikkator (vgl. unten).

III. Grenzplasmolyse und Grenzschrumpfung zur Bestimmung des osmotischen Wertes.

Renner fand (1932, S. 242), daß Schwellung und Schrumpfung reversible Vorgänge sind. Er brachte ein turgescentes und ein trockenes Stück derselben Pflanze (*Metzgeria* und *Plagiochila*) ohne Flüssigkeit in denselben kleinen Raum und beobachtete ein Schwellen des trockenen und ein Schrumpfen des straffen Stückes. Ob Schwellung und Schrumpfung gleich beschaffener Zellen über derselben Lösung zum gleichen Zustand führen, prüften wir an den Blättern des Laubmooses *Hookeria lucens*. Wegen der ungleichen Höhe des osmotischen Wertes verschiedener Blätter wurden die beiden Längshälften ein und desselben Blattes untersucht. In eine Metallkammer über einer bestimmten Lösung wurde eine Blatthälfte wassergesättigt eingelegt und daneben die andere, die an der Luft geschrumpelt war. Entsprechend dem Dampfdruck der Lösung, über der sie sich befanden, gibt hier die frische Blatthälfte Wasserdampf ab, die andere nimmt Wasserdampf auf. Die Versuche ergaben nach spätestens 16 Stunden keinen auffälligen Unterschied der beiden Blatthälften. In den meisten Fällen war ein Ausgleich im Zustand der beiden Blatthälften schon nach 10 Stunden erreicht.

Nach Renner (1932, S. 241) muß das „Sättigungsdefizit, das die Grenzschrumpfung hervorruft, der Dampfdruckerniedrigung einer Lösung, die Grenzplasmolyse verursacht, ungefähr entsprechen“. Danach sollte es theoretisch möglich sein, die grenzplasmolytische Methode durch eine Grenzschrumpfungsmethode zu ersetzen. Praktisch ist diese Möglichkeit nur innerhalb bestimmter Grenzen und unter gewissen Einschränkungen vorhanden.

Für die folgenden Versuche wurden Blätter von *Hookeria lucens* gewählt. Das Material bekam ich im August 1934 aus dem bayrischen Wald, es wurde dann in verschiedenen Töpfen im Hymenophyllumhaus des Jenaer botanischen Gartens kultiviert und hielt sich gut bis zum Frühjahr 1936. Verwendet wurden immer die 4—12 obersten Blätter eines Stämmchens, die recht gleichartiges Verhalten zeigten (vgl. BONTE, 1935, S. 213). Blätter, deren Zellen sich in Karyostrophe befanden, wurden bei den Experimenten ausgeschlossen (vgl. GARJEANNE, 1929).

Bei *Funaria*, *Rhodobryum* und *Eriopus* beobachtete schon Renner (1932, S. 243) entsprechend den Ergebnissen der plasmolytischen Methode (vgl. Bender, 1916, und Lambrecht, 1929) eine Zunahme des Grenzschrumpfungswertes von der Basis zur Spitze und eine Abhängigkeit von dem Alter der Blätter (bei *Eriopus*). Bei *Hookeria lucens* konnten wir jetzt dasselbe Verhalten zeigen: Die Zellen eines Blattes können an der Basis geschrumpft und an der Spitze prall sein (vgl. Fig. 5b). Wurden darauf diese teilweise geschrumpften Blätter, nachdem sie in Wasser wieder prall geworden waren, in eine Lösung von geeigneter Konzentration gelegt, so plasmolysierten die vorher geschrumpften Zellen, die prallen nicht.

In Renners (1932, S. 241) Versuchen mit NaCl war im allgemeinen die Schrumpfung über einer Lösung im Vergleich mit der Plasmolyse in derselben Lösung zu stark. Um zu untersuchen, wie weit dabei Permeation des Plasmolytikum beteiligt ist, wurden Versuche mit dem praktisch nicht permeierenden Rohrzucker angestellt. *Hookeria*-Blätter wurden wassergesättigt über Reihen von Lösungen, die in Abstufungen von 0,01—0,02 mol hergestellt waren, in Metallkammerchen eingelegt, und der Schrumpfungsgrad am folgenden Tage vermerkt. Die Blätter befanden sich etwa 14—16 Stunden im Dampfraum, wobei, wie oben ermittelt, noch keine merkliche Erhöhung des osmotischen Wertes eintrat. Um aber auch in dieser Beziehung jede Ungenauigkeit zu vermeiden, kamen die Blätter sofort nach der Feststellung des Schrumpfungsgrades aus dem Dampfraum in Regenwasser und gleich darauf in das betreffende Plasmolytikum. Zur Bestimmung des Plasmolysegrades blieben die Blätter etwa 60 Minuten in der Rohrzuckerlösung, da nach Buhmann (1935) bei *Hookeria* das Gleichgewicht in dieser Zeit erreicht ist.

Hookeria lucens, 23./24. 7. 34. Über 0,40 mol Rohrzucker: Zellen an der Basis, in der Mitte und am Rande des Blattes geschrumpft.

In 0,40 mol Rohrzucker: Nur in der Mitte des Blattes wenige Zellen ganz leicht plasmolysiert.

22./23. 11. 34. Über 0,42 mol Rohrzucker: Das ganze Blatt schwach geschrumpfelt.

In 0,48 mol Rohrzucker: Ungefähr ein Drittel des Blattes plasmolysiert.

30./31. 1. 35. Über 0,47 mol Rohrzucker: Das ganze Blatt geschrumpfelt, Spitze schwach, an der linken Seite 10 Zellen glatt.

In 0,53 mol Rohrzucker: Blatt halb plasmolysiert.

30./31. 1. 35. Über 0,42 mol Rohrzucker: Das Blatt geschrumpfelt, nach der Spitze zu sehr schwach.

In 0,48 mol Rohrzucker: Auf der linken Längsseite ungefähr $\frac{3}{4}$, auf der anderen $\frac{1}{2}$ plasmolysiert.

10./11. 1. 35. Über 0,40 mol Rohrzucker: Blattzellen flach, nur an der Basis eingedellt.

In 0,50 mol Rohrzucker: Blatt etwas über die Hälfte plasmolysiert. Nur wenige Zellen der oberen Hälfte zeigen sehr schwache Plasmolyse.

30./31. 1. 35. Über 0,41 mol Rohrzucker: Blatt geschrumpfelt, die Spitze nur schwach.

In 0,50 mol Rohrzucker: Das ganze Blatt plasmolysiert, Basis stärker, Spitze schwach, kleine Zellgruppe unter den Randzellen unplasmolysiert.

Ergebnis: Grenzplasmolyse mit Rohrzucker wird an den Blättern von *Hookeria lucens* erst in einer Lösung erreicht, die um 0,08—0,1 mol konzentrierter ist als die Zuckerlösung, über der Grenzschrumpfung eintritt.

Um den Grenzplasmolysewert von *Hookeria*-Blättern in permeierenden Lösungen mit ihrem Schrumpfelungswert über denselben zu vergleichen, wurden Harnstoff und Glyzerin an Stelle von Rohrzucker verwendet. Wurde die Grenzplasmolyse mit Harnstoff erst nach 20 bis 25 Minuten langem Verweilen der Blätter in den Lösungen bestimmt, so ergab sich eine große Differenz der mit beiden Methoden erhaltenen Werte. Ein Unterschied von 0,21 mol Harnstoff erwies sich auf alle Fälle als zu gering, 0,27 mol immer als zu groß. Wurden die Blätter in einer Lösung plasmolysiert, die um etwa 0,24 mol konzentrierter war als die Lösung, über der sie geschrumpfelt waren, so entsprach in der Regel der Plasmolysegrad dem Schrumpfelungsgrad.

Der beträchtliche Unterschied zwischen den beiden Werten beruht natürlich auf dem Eindringen des Harnstoffs. Tatsächlich sieht man schon 10 Minuten nach dem Einlegen der Blätter in Harnstofflösung die Plasmolyse zurückgehen. Deshalb wurde weiterhin die Grenzplasmolyse schon nach 10 Minuten bestimmt, und jetzt war das Verhältnis zwischen Plasmolyse und Schrumpfung bei Harnstoff, und ebenso bei Glyzerin, ein ähnliches wie bei Rohrzucker.

Einige Protokolle aus 8 bzw. 10 Reihen mit je 10 Versuchen mögen das belegen.

Hookeria lucens, 1./2. 3. 35. Über 0,51 mol Harnstoff: Blatt an der Spitze prall, an der Basis und zerstreut höher beginnendes Eindellen.

Nach 3—9 Minuten in 0,59 mol Harnstoff: In der Mitte der Basis drei Zellen und zerstreut höher ein paar Zellen ganz leicht plasmolysiert.

1./2. 3. 35. Über 0,54 mol Harnstoff: Blatt an der Basis geschrumpfelt, in der Mitte prall. Nach der Spitze zu beginnendes Eindellen. Zellen, die um tote Zellen herumliegen, geschrumpfelt.

In 0,63 mol Harnstoff: An der Basis des Blattes 2—3 Zellreihen, an einem Rande etwas höher und um tote Zellen herum leichte Plasmolyse. Sonst unplasmolysiert.

1./2. 3. 35. Über 0,55 mol Harnstoff: Blatt geschrumpfelt, Mitte schwächer, unterhalb der Spitze beginnendes Eindellen.

In 0,63 mol Harnstoff: An der Basis und zerstreut höher schwache Plasmolyse, unterhalb der Spitze auch ein paar Zellen leicht plasmolysiert.

8./9. 3. 35. Über 0,37 mol Glycerin: Über das ganze Blatt zerstreut glatte und leicht deformierte Zellen.

Nach 4—12 Minuten in 0,44 mol Glycerin: Blatt ungleichmäßig plasmolysiert. Stärker, ganz schwach und nicht plasmolysierte Zellen über das ganze Blatt zerstreut.

27./28. 3. 35. Über 0,37 mol Glycerin: An der Basis viele flache und leicht eingedellte Zellen. Obere Hälfte prall, nur wenig flache Zellen dazwischen.

In 0,43 mol Glycerin: Keine Plasmolyse. Nur um zwei tote Zellgruppen herum plasmolysierte Zellen. (Es hätte eine etwas konzentriertere Lösung gewählt werden müssen.)

27./28. 3. 35. Über 0,41 mol Glycerin: Bis zur Spitze, etwa $\frac{5}{8}$ des Blattes leicht eingedellt.

In 0,48 mol Glycerin: Das ganze Blatt plasmolysiert, obere Hälfte schwach, Spitze sehr schwach.

Ergebnis: Grenzplasmolyse mit Harnstoff wird an den Blättern von *Hookeria lucens* bei Beobachtung nach 10 Minuten in einer Lösung erreicht, die um 0,08—0,09 mol höher konzentriert ist als die Lösung, über der Grenzdeformation eintritt. Bei Glycerin ist unter denselben Bedingungen die Differenz zu etwa 0,07 mol gefunden. Daß die absoluten Werte bei Harnstoff höher waren als bei Rohrzucker und bei Glycerin, liegt wohl an verschiedenem Zustand des in verschiedenen Töpfen kultivierten Materials.

Es fragt sich nun, wie bei den Versuchen mit dem nicht permeierenden Rohrzucker, und ebenso bei rascher Beobachtung der Plasmolyse in Harnstoff- und in Glycerinlösungen, die Differenz zwischen Plasmolyse- und Schrumpfelungsgrad zu verstehen ist. Einen Hinweis gibt eine Arbeit von Buhmann (1935), nach der bei *Hookeria lucens* der Grenzwert der Deplasmolyse, nach vorangegangener kräftiger Plasmolyse in hypertonischer Lösung, um 3—6 Atmosphären niedriger ist als der der „ersten Plasmolyse“ am unbehandelten Objekt.

Die Schrumpfelungsversuche über Rohrzucker wurden deshalb noch einmal wiederholt und jetzt an Stelle der Plasmolyse- die Deplasmolysewerte mit den Schrumpfelungswerten verglichen. Die Blätter wurden, nachdem der Schrumpfelungsgrad vermerkt war, in einer konzentrierteren Lösung plasmolysiert und dann erst in die Lösung gebracht, über der sie geschrumpft waren. Einige Versuchsangaben mögen die jetzt gute Übereinstimmung der beiden Methoden dartun.

Hookeria lucens 25./26. 2. 36. Über 0,34 mol Rohrzucker: Spitze glatt, Blatt nur an der Basis geschrumpft, in der Mitte und in der oberen Hälfte flache und pralle Zellen.

1 Stunde in 0,50 mol, dann 1 Stunde in 0,34 mol Rohrzucker: Basis noch stark plasmolysiert. Mitte tot. Über der Mitte Zellen deplasmolysiert.

26./27. 2. 36. Über 0,33 mol Rohrzucker: Blatt prall, nur an der Basis schwach geschrumpft.

1 Stunde in 0,60 mol, dann 1 Stunde in 0,33 mol Rohrzucker; Blatt deplasmolysiert, an der Basis zerstreut schwach plasmolysierte Zellen.

3./4. 3. 36. Über 0,38 mol Rohrzucker: Das ganze Blatt leicht eingedellt, etwas stärker als Grenzschrumpfung (Zellen immer an einer Seite eingefallen). Nur oberste Spitze glatt.

1 Stunde in 0,6 mol, dann 2 Stunden in 0,38 mol Rohrzucker: Außer der obersten Spitze ist das ganze Blatt noch plasmolysiert, nicht stark, nach der Spitze zu sehr schwach.

4./5. 3. 36. Über 0,4 mol Rohrzucker: Spitze glatt, an der Basis und in der Mitte beginnt leichtes Eindellen.

1 Stunde in 0,6 mol, dann 1 $\frac{1}{4}$ Stunde in 0,4 mol Rohrzucker: Spitze deplasmolysiert. Mitte und Basis nicht stark, aber deutlich noch plasmolysiert, an einzelnen Stellen etwas stärker.

5./6. 3. 36. Über 0,37 mol Rohrzucker: Blatt glatt, aber zwischen prallen Zellen deutlich abgeflachte bzw. leicht deformierte Zellen

1 Stunde in 0,6 mol, dann 1 $\frac{1}{4}$ Stunde in 0,37 mol Rohrzucker: Die obersten zwei Drittel des Blattes haben zwischen deplasmolysierten Zellen viele Zellen, die Grenzplasmolyse zeigen. An der Basis sind viele Zellen tot.

6./7. 3. 36. Über 0,4 mol Rohrzucker: Spitze glatt, von der obersten Spitze bis zur Ebene durch die 9. Zelle des einen und die 10. Zelle des anderen Blattrandes. Sonst das ganze Blatt leicht eingedellt (Grenzschrumpfung), nur an der Basis und etwas höher an den Rändern sind etwas stärker geschrumpfte Zellen.

1 Stunde in 0,7 mol, dann 1 $\frac{1}{4}$ Stunde in 0,4 mol Rohrzucker: Spitze deplasmolysiert, bis zur Ebene durch die 11. Zelle des einen und die 12. Zelle des anderen Blattrandes. In der Mitte Grenzplasmolyse. Basis und Ränder etwas höher hinauf sind stärker plasmolysiert.

(Diese 7 Versuche sind aus 10 Reihen mit je 6 Versuchen, die ein entsprechendes Resultat ergaben, ausgewählt.)

Besprechung. Die Versuche zeigen die Brauchbarkeit der Methode bei *Hookeria*. Buhmann erklärt die Differenz zwischen den Grenzwerten der ersten Plasmolyse und der Deplasmolyse im Anschluß

an Höfler aus der Adhäsion zwischen Protoplasma und Zellwand, und diese Deutung ist durchaus plausibel. Bei *Hookeria lucens* betrug in den Versuchen von Buhmann der Unterschied 3—6 Atmosphären, in unseren Versuchen war er nicht höher als 0,1 mol Rohrzucker oder 2,6 Atmosphären. Daß mit dem Zustand des Plasma dessen Haftdruck variieren kann, erörtert Buhmann in bezug auf wechselnde Befunde an *Rhoeo discolor* (S. 598).

Noch ist darauf hinzuweisen, daß derbe Außenwände der Eindellung beim Transpirieren einen kräftigen Widerstand entgegenstellen können, so daß die Grenzdeformation erst bei höherer Konzentration eintritt als die Grenzplasmolyse (Renner 1935, S. 250ff.). Bei den Blättern von *Hookeria lucens* spielt nach den mitgeteilten Erfahrungen dieses Moment augenscheinlich eine zu vernachlässigende Rolle.

Die Anwendbarkeit der Schrumpfelungs- (Dampfdruck-) Methode ist in weit höherem Maße von der morphologischen Beschaffenheit der Objekte abhängig als die der plasmolytischen. Vor allem können Schnitte mit großen Wundflächen nicht ohne weiteres im Dampfraum beobachtet werden. Die Zellen dürfen nicht zu klein und nicht zu schmal sein, und eine Vakuole muß vorhanden sein. Außerdem liegen flache Gebilde wie Moosblätter im Dampfraum in der Regel nicht in einer Ebene, was das genaue Feststellen einer Grenzschrumpfung in vielen Fällen erschwert. Es kommen dann noch Schwierigkeiten in der Herstellung eines völlig ausgeglichenen Dampfraumes (Ursprung und Blum, 1930) und in der Konstanthaltung der Temperatur hinzu. Große Vorzüge der Schrumpfelungsmethode sind dafür die Unabhängigkeit von der Permeabilität des Plasmas für gelöste Stoffe und von dem Haftdruck des Plasmas an der Wand, sowie der Fortfall der schädigenden Wirkungen der Plasmolyse bzw. Deplasmolyse (vgl. Albach, 1931). Auf Permeabilitätsänderungen bei der Deplasmolyse weisen Scarth (1927) und Huber und Höfler (1930) hin. Collander (1934) macht auf die Schwierigkeiten beim Erkennen der Plasmolyse aufmerksam und spricht von dem Vorkommen einer „Horizontalplasmolyse“, die scheinbar unplasmolytierte Zellen aufweisen können. Dieser Einwand läßt sich allerdings auch gegen die Schrumpfelungsmethode erheben, denn die Grenzschrumpfung ist ja auch, wenn sie auf der unteren Außenseite des Blattes beginnt, schwieriger zu erkennen. Bei *Hookeria lucens*, deren große Blattzellen schon eine geringe Deformation gut erkennen lassen, kann die Schrumpfelungsmethode die plasmolytische

zur Bestimmung des osmotischen Wertes ersetzen; allerdings wird man sehr leichte Unterschiede im Plasmolysegrad zwischen den einzelnen Zellen immer besser erkennen als geringe Schrumpfelungsunterschiede der gleichen Zellen.

IV. Das Auftreten von Luft in Pflanzenzellen.

1. Farnannulus.

Das Auftreten von Luft in welkenden Pflanzengeweben ist verschiedentlich beobachtet worden. Renner (1915) und Ursprung und Blum (1915) errechneten eine Saugkraft von 200—350 Atm., die nötig ist, um die Kohäsion in den Annuluszellen zu zerstören. Bis zu diesem Atmosphärenwert folgen die Zellwände dem Kohäsionszuge. Bei der plötzlichen Überwindung des Kohäsionszuges, die zu dem bekannten Springen des Ringes führt, füllen sich die Annuluszellen erst mit Wasserdampf, weiterhin mit Luft. Renner führte die vergleichenden Beobachtungen mit toten Sporangien von *Polystichum filix mas* aus. Lebende Sporangien standen Renner nur von *Pteris quadriaurita* zur Verfügung, und Renner gibt an, daß lebende und gekochte Sporangien von *Pteris* später springen als tote von *Polystichum filix mas*. Ursprung und Blum arbeiteten mit toten Polypodiaceen-Sporangien.

Die folgenden Untersuchungen sind mit reifen, lebenden und toten Sporangien von *Aspidium filix mas* aus dem Jenaer botanischen Garten gemacht. Getötet wurden sie durch Erhitzen in dest. Wasser (Renner, 1915) oder durch Einlegen in Chloroformwasser (Brauner, 1932, S. 49), oder es wurden schon einmal gesprungene, leere Sporangien, die sich in Wasser wieder geschlossen hatten, verwendet. Durch Verdünnung einer 4 mol Stammlösung von NaCl wurden Lösungen in Abstufungen von 1 mol hergestellt. Bei jedem Versuch wurde ein Sorus in Wasser, das kurz vor dem Verschluß der Kammer mit Filtrierpapier abgesogen wurde, in die Metallkammer eingelegt, und die Sporangien mit der Präpariernadel auf der Glasbrücke ausgebreitet.

In fünf Reihen wurden lebende Sporangien über 2, 3 und 4 mol NaCl bezüglich ihrer Plasmolysierbarkeit und des Auftretens von Gasblasen untersucht. Es ergab sich, daß nicht gesprungene, aber über 4 mol NaCl stark deformierte Annuli in Kochsalzlösung plasmolysierbar waren, gesprungene Annuli, in denen sich die Luftblasen durch Einlegen in Wasser gelöst hatten, dagegen nicht. Die Zellen sterben also beim Springen des Ringes. Die Plasmolyseform entsprach der von Frenzel (1929, S. 644) beschriebenen.

Um zu untersuchen, ob lebende Sporangien früher oder später, d. h. über schwächer oder stärker konzentrierten Lösungen springen als tote, wurde lebendes und totes Material in zehn Reihen von je 12 Versuchen auf den Deformationsgrad untersucht. Es waren durchschnittlich 120—140 Sporangien, die bei einem Versuch beobachtet wurden.

Über gesättigter Kochsalzlösung waren bei lebendem wie totem Material alle Sporangien gesprungen.

Über 4 mol NaCl zeigten die lebend eingelegten Sporangien ein anderes Verhalten als die getöteten. Während von ersteren nur wenige, nämlich im Durchschnitt fünf von den etwa 130, gesprungen waren, sprangen von den durch Erhitzen in dest. Wasser getöteten durchschnittlich 16. Das Verhalten der Annuli, die zum zweiten Mal zum Springen gebracht wurden, entsprach dem der durch Erhitzen getöteten, doch konnten nach dem Springen nicht immer sämtliche Sporangien eines Sorus untersucht werden. Es läßt sich danach wohl mit Sicherheit sagen, daß die toten Sporangien durchschnittlich etwas früher springen als die lebenden. Daß nicht alle Sporangien eines Sorus denselben Deformationsgrad über einer Lösung erreichen, berichtet schon Renner (1915).

Über 3 mol NaCl waren in allen 7 Reihen bei lebenden Sporangien die Annuli schwach rückwärts gekrümmt, nur wenige etwas stärker. Die durch Erhitzen getöteten Sporangien waren wohl etwas stärker deformiert, doch war der Unterschied nicht sehr groß. Bei den schon einmal gesprungenen war der Ring in den meisten Fällen stark rückwärts gekrümmt, aber noch nicht konkav geschlossen.

Über 2 mol NaCl waren bei lebendem Material die Sporangien entweder am Stomium schwach oder bis zu den Annuluszellen hin aufgerissen. Bei den durch Erhitzen getöteten war in den meisten Fällen das letztere zu beobachten: der Riß ging bis an die Annuluszellen heran. Die schon einmal gesprungenen Sporangien waren am stärksten deformiert, und zwar war in den meisten Fällen der Ring gerade gestreckt.

Über 1 mol NaCl blieben die lebenden Sporangien meist geschlossen, nur wenige waren leicht geöffnet. Die durch Erhitzen getöteten waren nur wenig weiter aufgerissen und die schon einmal gesprungenen Sporangien ähnelten den lebend über 2 mol NaCl eingelegten. Hier mag die viel stärkere Deformation daran gelegen haben, daß die Sporangien schon einmal gesprungen waren und nicht erst zerrissen zu werden brauchten.

Das Auftreten von Luft führt also bei den Annuluszellen immer zum Tod. Daß tote Annuli etwas früher springen als lebende, rührt

wohl davon her, daß der Dampfdruck der toten Zellen infolge der Exosmose gelöster Inhaltsstoffe höher ist als der der lebenden. Eine aktive Unterbrechung der Kohäsion in der lebenden Zelle liegt demnach beim Springen des Ringes nicht vor.

2. Flechten.

In den Rindenzellen der Flechten tritt Luft schon bei wesentlich höherer Dampfspannung auf als im Farnannulus. Neben 2 mol NaCl, das sind 96 Atm., fand Renner Luftblasen in jeder Rindenzelle von *Leptogium* (1932, S. 220). Dasselbe gilt für *Peltigera polydactyla* (Fig. 8a). Es fragte sich, ob damit die unterste Grenze der anzuwendenden Saugspannung erreicht wurde. Die folgenden Unter-

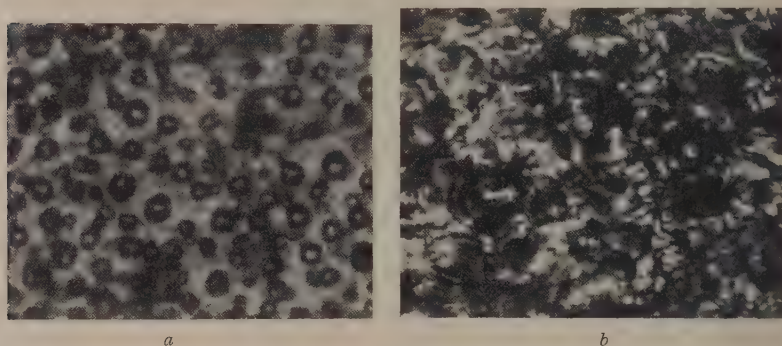


Fig. 8. Rindenzellen von *Peltigera*. *a* lebend über 2 mol NaCl, im starken Licht der Photographierlampe voller Luftblasen, nicht deformiert; *b* nach Tötung durch Erhitzen über 2 mol NaCl, zerknittert.

suchungen sind mit Rindenzellen von *Peltigera polydactyla*, *Xanthoria parietina* und *Cetraria islandica* ausgeführt. Randzellen oder verletzte Zellen wurden nicht ausgewertet, sondern nur Rindenzellen, unter denen sich noch tiefere Gewebeschichten befanden. — Daß die Blasen wirklich Luft, nicht nur Wasserdampf enthalten, hat Goebel (1926) durch Aufsetzen von Wasser auf den trocknen Thallus von *Peltigera* nachgewiesen; Bestätigung bei Renner (1932, S. 221, 238f.).

Bei *Peltigera* kam es vor, daß die Zellen unmittelbar nach der Entnahme der Kammern aus der Schachtel zunächst luftfrei waren, aber dann während der Beobachtung in den Zellen winzige Luftblasen auftraten, die sich erst vergrößerten, nach einiger Zeit wieder kleiner wurden und schließlich ganz verschwanden. Wie Renner angibt, halten sich diese kugligen Blasen durchaus in der Mitte der kleinen

Zellen. Wurde dann mit Hilfe des Spiegels das Präparat stärker beleuchtet, so erschienen wieder in allen Zellen Blasen, die ganz plötzlich auftraten und nach einiger Zeit wieder zurückgingen. Daß dieses Kommen und Verschwinden der Blasen wirklich mit der stärkeren Beleuchtung zusammenhing, zeigten Versuche in der Dunkelkammer. Von sieben Versuchen seien zwei wiedergegeben:

1. 4⁴⁶ Uhr: Präparat über 1 mol NaCl in einer Metallkammer auf dem Mikroskopisch beleuchtet. Blasen fehlen. 4⁴⁷ Uhr: Blasen treten in den Zellen auf. 5⁰⁹ Uhr: Keine Blasen mehr in den Zellen, trotz gleichbleibender Beleuchtung.

2. Über 1,2 mol NaCl im Ablaufgefäß aus Glas. Bei außer dem Spiegel verdunkeltem Mikroskop treten bei hellem Licht, das nur durch den Spiegel einfallen kann, Luftblasen in dem Präparat auf. 10¹⁰ Uhr: Präparat nur durch den Spiegel beleuchtet. 10¹²—10¹³ Uhr: Der ganze Schnitt ist voller Blasen. 11⁵⁰ Uhr: Keine Blasen mehr in den Zellen. 12⁰⁰ Uhr: Lösung gewechselt, an Stelle von 1,2 mol wurde eine Lösung von 0,8 mol in das Gefäß eingeführt. 15⁰⁰ Uhr: Die Schnitte sind ohne Blasen, die aber nach Lichteinfall sofort wieder in großer Menge auftreten. In 1,2 mol NaCl zeigten die Schnitte sehr schwache Plasmolyse.

In einem anderen Versuch konnten über 1 mol NaCl in der Dunkelkammer durch Beleuchtung keine Luftblasen hervorgerufen werden.

Je kleiner der Unterschied zwischen der niedrigsten Saugspannung, in der Luftblasen auftraten, und der gewählten Spannung war, desto schwächere Belichtungsunterschiede waren nötig, um Blasen hervorzurufen. Unterhalb 0,8 mol NaCl blieben die Schnitte auch bei kurzer Sonnenbestrahlung blasenfrei. Wenn Luftblasen schon im dunklen Präparatenkasten in den Zellen vorhanden waren und nicht erst während der Beobachtung auftraten, so verschwanden sie selbst nach längerem Verweilen unter dem Mikroskop nicht. Die niedrigste Salzkonzentration, über der Luft dauernd in den Zellen zu finden war, wurde als Grenzwert für das Auftreten von Luft in den Zellen betrachtet.

Das Auftreten von Luftblasen durch Beleuchtungswechsel ist auf Erwärmung und das dadurch verursachte vorübergehende Sinken der relativen Luftfeuchtigkeit zurückzuführen. Mit dem Temperatenausgleich stellt sich dann auch wieder ein Ausgleich der Dampfspannungen ein, wie das Verschwinden der Blasen anzeigt. Die Erscheinung ist deswegen für uns nicht unwichtig, weil sie uns darüber zu beruhigen vermag, daß die unvermeidbaren Temperaturschwankungen bei unserer Versuchsanstellung und bei unseren Objekten keine wesentlichen Störungen bedingen (vgl. dazu Hertel).

In fünf von acht Versuchen waren *Peltigera*-Schnitte über 1,2 mol und 1,5 mol NaCl voller Blasen, in den übrigen drei Versuchen erschienen sie bei der Beobachtung unter dem Mikroskop. Man kann

demnach sagen, daß Luftblasen in den Rindenzellen von *Peltigera* schon über der geringen Konzentration von 1,2 mol und 1,5 mol NaCl auftreten. Wurden trockene *Peltigera*-Schnitte, die voller Luftblasen waren, über verschiedene Lösungen gelegt, so verschwanden die Blasen über der Lösung, in der die Schnitte Grenzplasmolyse zeigten, wie es Renner (1932, S. 243) vermutete. Über 0,8 mol NaCl verschwanden die Blasen nach $2\frac{1}{2}$ –4 tägiger Versuchsdauer, über 1,2 mol NaCl blieben sie erhalten und über 1 mol NaCl waren die meisten Schnitte nach einigen Tagen fast blasenfrei, andere behielten ihre Blasen. In 1,2 mol NaCl plasmolysierten die Schnitte, die über der Lösung Blasen zeigten, gut. In 1 mol NaCl war Plasmolyse selten zu erkennen. Ein Anfang der Plasmolyse ist, da die Schnitte mehrschichtig und die Zellen sehr klein sind, nicht immer ganz scharf zu fassen.

Bei *Xanthoria parietina* war 2 mol NaCl die Grenzkonzentration für das Auftreten von Luftblasen, und bei *Cetraria islandica* ebenfalls mitunter 2 mol, meistens aber erst 2,5 mol NaCl.

Um zu sehen, ob das Auftreten von Luft in den Flechtenzellen zum lebenden Plasma Beziehung hat, wurde neben lebenden — feuchten und trockenen — Schnitten auch solche untersucht, die durch Erhitzen in dest. Wasser und durch Einlegen in Alkohol oder in Chloroformwasser getötet waren. Letztere waren 1 Stunde vor dem Einlegen in die Kammer in eine Mischung von 10 cm³ Wasser + 0,5 cm³ Chloroform gelegt (vergl. Brauner, 1932, S. 49) und dann in Regenwasser gespült. Die Alkoholbehandlung wurde in der Weise gehandhabt, daß die Schnitte 1 Stunde in 10%igem, 1 Stunde in 30%igem und dann 1 Stunde in 70%igem, einige auch noch 1 Stunde in 96%igem Alkohol lagen, bevor sie in Regenwasser gespült und in die Kammern eingelegt wurden. — Die toten Schnitte zeigten nun im Dampfraum ein wesentlich anderes Bild als die lebenden (Fig. 8a,b). Während in lebenden Schnitten von *Peltigera* jede Zelle eine Luftblase zeigte, trat bei den durch Erhitzen getöteten beim Austrocknen durchweg Kohäsionszerknitterung auf: Zunächst trat Luft in die Randzellen ein, dann zerknitterten die übrigen Zellen, ohne im allgemeinen — Ausnahmen kamen vor — Luftblasen entstehen zu lassen. Schnitte, die in Alkohol oder Chloroformwasser getötet waren, zeigten das gleiche Verhalten. Am besten erhält man die Kohäsionszerknitterung wohl bei durch Erhitzen getöteten Schnitten. Bei *Xanthoria parietina* waren durch Erhitzen und in Alkohol getötete Schnitte über 2 mol NaCl zerknittert und ohne Luft. Bei toten Schnitten von *Cetraria islandica* kann neben einer Zerknitterung auch Luft in den Zellen vorkommen.

Im Gegensatz zum Farnannulus lassen also die Flechtenzellen im lebenden Zustand leichter Blasen auftreten als im toten, und durch die Blasenbildung wird eine starke Deformation der Zellen beim Austrocknen verhindert.

Die Rhizoiden von *Peltigera polydactyla* sind zu Büscheln (Rhizinen) vereinigt. Ein solches Büschel wurde jeweils in ein Kämmerchen gelegt und einzelne Rhizoiden, die frei und damit für die Beobachtung günstiger lagen, wurden untersucht. Renner (1932) hatte in den Rhizoiden von *Sticta spec.* neben 2 mol NaCl Luftblasen gesehen. In den Rhizoiden von *Peltigera* konnten in fünf von sechs eigenen Versuchen über 2 mol NaCl ebenfalls Luftblasen gefunden werden. Auch über 1,5 mol NaCl waren deutlich Luftblasen zu erkennen, die über 0,8 mol NaCl nach $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden wieder verschwanden. Über schwächer konzentrierten Lösungen wurden selten Blasen gefunden. Waren Blasen über 1 mol NaCl in den Zellen, so ließen diese sich nicht mehr plasmolysieren, die Rhizoiden waren also schon vorher tot. Es gelang in einigen Versuchen, Luftblasen in höherer Feuchtigkeit verschwinden, und dann über der zuerst gewählten Dampfspannung wieder auftreten zu lassen.

Ebenso wie über den kritischen Lösungen Luft nie in allen Rhizoiden zu finden war, plasmolysierten auch die Rhizoiden eines Büschels in einer und derselben Lösung recht verschieden. In 1,2 mol NaCl plasmolysierten sie in schwächerem oder stärkerem Maße, in 1 mol NaCl waren neben plasmolysierten auch unplasmolysierte Rhizoiden zu finden.

3. Moose.

Während das Auftreten von Luft bei niederer Spannung in lebenden Flechtenzellen regelmäßig vorkommt und leicht zu beobachten ist, weil die Zellen sich nicht deformieren, ist es bei Moosblättern bisher noch nicht beschrieben worden. Daß bei völligem Austrocknen von Moosblättern Luft in vielen Fällen in den Zellen auftritt, berichten mehrere Arbeiten: von Lebermoosen sind es *Frullania dilatata*, *Radula complanata* und *Madotheca platyphylla* (Holle 1915); von Laubmoosen: *Mnium*, *Catharinea undulata*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Orthotrichum*, *Ulota*, *Anomodon viticulosus*, *Leucodon sciuroides*, *Funaria hygrometrica*, *Rhodobryum giganteum*, *Rhacopilum spectabile* und *Eriopus* (Steinbrinck 1903, Holle 1915, Renner 1932). Bei *Madotheca* und *Radula* fand Holle am lufttrockenen Blatt die Mehrzahl der Zellen blasenfrei, bei *Frullania* blasenfreie und luftführende Blätter an demselben Stämmchen. — R. Wiefel, die Steinbrinck und andere ältere Autoren, aber nicht Holle und Renner kennt, glaubt, es handle sich bei

den Blasen immer um Wasserdampf. Wir können ihrer Meinung nicht beipflichten, wenn auch beim Schwellen die vergrößerten Blasen im wesentlichen aus Dampf bestehen und wenig verdünnte Luft enthalten werden.

Uns lag daran, die höchsten Dampfdrucke zu finden, bei denen Luft in Mooszellen auftritt. Wir untersuchten *Frullania Tamarisci* und *dilatata*, *Radula complanata* und *Dicranum undulatum*. Die Blätter schrumpfelten über den Lösungen während einer Nacht, oft war erst nach längerem Liegen im Dampfraum (nach 2—3 Tagen) Luft in den Zellen zu finden. Wegen der Deformation der Zellen sind die Luftblasen im trockenen Blatt recht schwer zu sehen. Bei *Frullania* war Luft in den Zellen über 2 mol und 3 mol NaCl einige Male in den geschrumpften Zellen gut zu beobachten, bei *Dicranum* und *Radula* nicht. Bei letzteren wäre es also möglich, daß die Blasen erst beim Schwellen der Blätter entstanden sind. Zur Beobachtung des Schwellens der Blasen wurden die Blätter so schnell wie möglich aus dem Exsikkator in 2 mol NaCl gelegt oder über 0,5 mol bzw. 0,8 mol NaCl gebracht (vgl. Renner, 1932). Das Schwellen in einer Lösung erlaubt genauere Beobachtung der Luftblasen, die sich so viel langsamer lösen als in Wasser (vgl. Holle, S. 112). Nach dem Verschwinden der Luftblasen waren dann in derselben Lösung die Blattzellen plasmolysiert. Ebenfalls lassen sich Luftblasen beim Schwellen des Gewebes über verdünnten Lösungen beobachten. Im Ablaufgefäß aus Glas konnte die Lösung gewechselt werden, ohne daß die Kammer völlig geöffnet oder die Blätter herausgenommen wurden; die kleinen Metallkammern mußten zum Wechseln der Lösung etwas geöffnet werden. Hier wurde mit einer kleinen Pipette Lösung heraus und Wasser hinein gebracht. War die Luft schon am trockenen Blatt beobachtet, so war es auf diese Weise möglich, das Schwellen der luftführenden Zellen zu verfolgen.

Die folgenden Versuche sind in den kleinen Metallkammern ausgeführt. Über 2 mol NaCl wurde bei *Frullania Tamarisci* in sieben von 12 Versuchen Luft in den trockenen Blattzellen gefunden. Davon konnte zweimal beim Schwellen über 0,5 mol NaCl das Lösen der Blasen beobachtet werden. Über 3 mol NaCl wurde Luft in zwei von drei Versuchen und über 2,5 mol NaCl in drei von fünf Versuchen in *Frullania*-Blättern gefunden. Hier ist das Lösen der Luft allerdings erst beim Schwellen der Blätter in einer Lösung ermittelt worden. Beobachtungen an *Frullania dilatata* zeigten entsprechende Ergebnisse. Es waren immer nur wenige Zellen, die Luft führten. Leider ist es bis jetzt nicht gelungen, das Verschwinden von Luftblasen bei *Frullania* in dem Ablaufgefäß aus Glas zu verfolgen.

Bei *Radula* ist Luft in den Zellen über 2 mol und 3 mol NaCl nur selten gefunden worden (in vier von 12 Versuchen), und war nur beim Schwellen der Blätter in Lösungen zu beobachten. Die luftführenden Zellen waren ohne Ölkörper und plasmolysierten nur schwach.

Vielleicht besteht eine gewisse Beziehung zwischen dem Vorhandensein von Ölkörpern und dem Ausbleiben der Luftblasenbildung. Bei *Frullania* waren Blasen häufig in solchen Zellen, die keine oder wenige Ölkörper hatten, obwohl sie noch plasmolysierbar waren. In den Zellen mit normalen Ölkörpern war seltener Luft zu finden, doch kommen auch hier Blasen zwischen den Ölkörpern vor. In den Zellen der *Radula complanata* mit ihren großen Ölkörpern sind selten Luftblasen zu finden. Die wasserarme Masse der Ölkörper verliert beim Austrocknen wohl wenig an Volumen und verhindert, daß der Protoplast zwischen den Außenwänden der Zellen so sehr gequetscht wird wie etwa bei vielen Laubmoosen. Allgemein hat Iljin (1927) darauf hingewiesen, daß eine Ausfüllung des Vakuolenraumes mit nicht austrocknenden Stoffen die Zellen vor übermäßiger Deformation und der dadurch verursachten mechanischen Schädigung des Plasmas schützt. Wichtig ist aber natürlich besonders die Beschaffenheit der Membran. Je starrer die Außenwände sind und je weniger die Seitenwände sich zerknittern lassen, um so leichter wird es zur Blasenbildung im Zellinnern kommen.

Die Blattflügelzellen von *Dicranum undulatum* unterscheiden sich von den übrigen Zellen des Blattgrundes durch die Gestalt, den Bau der Wände und das Fehlen der großen Tüpfel. Nach Bender (1916) ist bei *Dicranum*-Arten der osmotische Wert der Flügelzellen gleich dem der benachbarten Bezirke oder aber niedriger. Ich fand bei *Dicranum undulatum* in jüngeren Blättern den osmotischen Druck der Flügelzellen um etwa 0,05 mol NaCl niedriger als den der benachbarten Zellen an der Blattbasis. Bei älteren Blättern war kein Unterschied vorhanden. Luft tritt in den Flügelzellen häufiger auf als in den übrigen Zellen der Blattspreite. Am vorher lufttrockenen Blatt sieht man beim Schwellen in 2 mol NaCl die Blattflügelzellen voller Blasen, die Zellen der Blattspreite dagegen zum größten Teil luftfrei; nur in den Zellen, die direkt über den Flügelzellen liegen, ist oft Luft zu finden. Im Dampfraum über 2 mol NaCl wurde in den Alarzellen Luft gefunden, wenn auch nicht oft, in den übrigen Zellen nicht. Schlüsse auf die Funktion der Blattflügelzellen haben sich aus diesen kargen Daten nicht ziehen lassen.

Besprechung. Während bei Farnsporangien eine Saugspannung von mindestens 200 Atm. nötig ist, um die Kohäsion (bzw. Adhäsion) in den Annuluszellen zu überwinden, findet man in lebenden Flechten- und Mooszellen Luft schon über Lösungen von 2,0 mol oder gar 1,5 mol NaCl, also bei einer Saugkraft von 96 Atm. oder gar 70 Atm. Dabei handelt es sich hier noch um lebende Zellen mit einem osmotischen Wert von bis zu 1 mol NaCl oder 45 Atm. (*Peltigera*), so daß nur noch 50 Atm. oder im äußersten Fall gar 25 Atm. für Saugspannung übrigbleiben.

Für die Entstehung der Luftblasen in den Zellen bestehen zwei Möglichkeiten. Einmal kann die Luft von außen her durch irgendwelche Poren in die Zellen hineinstoßen, oder es kann durch Zerreißen des Plasmas oder des Zellsaftes in der Zelle ein Raum entstehen, der zunächst mit Wasserdampf und dann von außen her durch Diffusion mit Luft gefüllt wird. Daß Luft von der Schnittfläche her in unverletzte Zellen eindringen kann, vermutlich durch Plasmodesmenporen, hat Renner (1932, S. 237) bei Blättern von *Eriopus* beobachtet. Mir war es nur einmal möglich, das gleiche bei *Frullania* deutlich zu sehen; danach zeigten die Zellen keine normale Plasmolyse mehr in 2 mol NaCl, sie waren also durch die mit dem Eindringen der Luft zusammenhängenden Vorgänge getötet worden.

Wenn die Luft durch Poren der tüpfelfreien Außenmembranen durchstieße, müßten die Poren bis $0,12\ \mu$ weit sein (entsprechend einem Kapillarzug von 25 Atm.; vgl. Renner, 1925, S. 208), und das ist sehr unwahrscheinlich. Wenn aber keine Luft von außen eindringt, muß die Kohäsion des Zellinhalts von innen her überwunden werden. Wie hoch die Kohäsion in Wasser und in Lösungen sein kann, zeigt der Ring am Farnsporangium. Wie weit die Kohäsion an gewissen Grenzflächen in gewissen Zellen sinken kann, wissen wir nicht. Wenn bei den Flechten Luftblasen in lebenden Zellen viel leichter auftreten als in auf verschiedene Weise getöteten, könnte das mit physikalischen Veränderungen zusammenhängen, die mit der Abtötung einhergehen. Aber es könnte auch sein, daß die lebenden Zellen die Kohäsion im Inneren aktiv auf irgendeine Weise vermindern oder aufheben, etwa durch Ausscheidung von Gas unter Arbeitsleistung, wenn die Kohäsionsspannung durch Wasserverlust eine gewisse Höhe erreicht hat. Die ökologische Bedeutung dieser Aktion könnte darin liegen, daß die Zellen beim Austrocknen sich der für das Plasma gefährlichen Zerknitterung entziehen.

Bei den Moosen sind die Verhältnisse viel weniger durchsichtig als bei den Flechten, denn das Entstehen der Luftblasen ist hier leider nicht zu beobachten, weil sie zu selten und ungleichmäßig auftreten.

Beim Schwellen liegen die Blasen meistens in der Mitte der Zellen, aber sie können ursprünglich anderswo, z. B. zwischen Plasma und Membran, gelegen haben (vgl. Renner, 1932, S. 234). Prinzipiell sind die Verhältnisse denen bei den Flechten nicht unähnlich. Die niedrigste Konzentration, über der Blasen gefunden wurden, ist wieder 2,0 mol NaCl. Dabei ist der Dampfdruck der Zellen, vor allem in dem Deformationszustand, in dem erst Blasen sich bilden, beträchtlich gesenkt, und die wirksame Saugspannung muß weit unter 90 Atm. liegen. Die Außenmembranen der Moose sind wohl noch dichter als die der Flechtenpilze und für gasförmige Luft bei so geringen Druckunterschieden nicht wegsam. Also muß auch hier bei verhältnismäßig geringer Zugspannung im Zellinhalt Unterbrechung der Kohäsion vorkommen. Aber die entstehenden Lufträume sind so klein, daß die Zerknitterung der Zellwände beim Austrocknen durch die Reißbildung im Zellinhalt nicht merkbar verringert wird.

Nach den Beobachtungen an Moosen scheint es denkbar, daß die extrem hohe Kohäsion des Zellinhalts im Farnannulus ebenso als besondere Anpassung zu werten ist wie die extrem niedrige in den Hyphen der Flechtenpilze.

Daß das Verschwinden der Blasen in den Mooszellen beim Einlegen in Wasser oder verdünnte Lösungen oder beim Schwellen in feuchter Luft ein durch den osmotischen und Quellungsdruck beschleunigter Lösungsvorgang ist, wenn die Blasen Luft enthalten, darüber besteht kein Zweifel. Kurz vor ihrer Lösung sieht man oft, daß die Blasen sich bewegen, und mit ihrem endgültigen Verschwinden geht ein Plasmawirbel in der Zelle einher. Viel anders wird das Bild allerdings nicht sein, wenn ein kugliger Hohlraum im Zellinneren nur Wasserdampf enthält: solche Räume könnten dort vorliegen, wo man erst beim Schwellen der Moosblätter in Wasser Blasen auftreten und blitzschnell wieder verschwinden sieht.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Während die Zellen von *Cladophora*, *Trentepohlia* und *Oedogonium* sich bei leichtem Schrumpfen in Luft mit Längsfalten deformieren, werden bei den *Zygnemales* (*Spirogyra*, *Zygnema* und *Mougeotia*) zunächst die Querwände eingezogen, ohne Faltung der Längswände, so daß die Zellen \pm tonnenförmig erscheinen.

Bei *Trentepohlia aurea* wurde in nicht dampfgesättigter Luft ein Steigen des osmotischen Wertes und in höherer Luftfeuchtigkeit ein Wiederabsinken auf den Anfangswert durch Grenzplasmolysebestimmungen festgestellt.

Die Staubfädenhaare von *Tradescantia* zeigen zu Beginn des Schrumpfelns in Luft eine Fältelung der Kutikula und dazu Ausscheidung von Flüssigkeitstropfen, die auf einem Permeabelwerden des Plasmas beruht.

Die Epidermisblasen (Blasenhaare) von *Mesembrianthemum crystallinum* fälteln sich zuerst am Grund. Die Blätter können $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ ihres Gewichtes an Wasserdampf abgeben, bis eine leichte Schrumpfung am Grund der Blasen zu erkennen ist, aber nur wenig Wasserdampf im gesättigten Dampfraum wieder aufnehmen.

An toten, wassergefüllten, an beiden Enden mit Gelatine verschlossenen Zäpfchenrhizoiden von *Marchantia* dellen sich die Wände zwischen den Zäpfchen beim Austrocknen bis zur Berührung ein, ohne daß Luft auftritt. Die Rhizoiden bleiben also bei fast völliger Entleerung noch leitfähig.

An den großen Blattzellen von Laubmoosen wie *Hookeria lucens* und *Funaria hygrometrica* lassen sich die ersten Stadien der Schrumpfung im Dampfraum, als Grenzschrumpfung oder Grenzdeformation bezeichnet, über abgestuften Lösungen von Salz oder Zucker in kleinen Kammern bequem beobachten. Die Außenwände dellen sich erst leicht ein, mit zunehmender Konzentration der Lösung in der Kammer vertiefen sich die Dellen schrittweise bis zur gegenseitigen Berührung der Außenwände, und zuletzt zerknittern sich auch die Seitenwände, wenn sie nicht zu stark sind.

Die Zunahme der Deformation entspricht ganz der Zunahme des Plasmolysegrades in stärker und stärker hypertonischen Lösungen, doch sind die Grade der Schrumpfung viel schwerer abzugrenzen als die der Plasmolyse. Allgemein sind, wenn das Gleichgewicht mit der Umgebung erreicht ist, die Zellen an der Basis der Moosblätter denen der höheren Teile im Deformationsgrad voraus, wie im Plasmolysegrad.

Im Lauf einiger Tage geht die Schrumpfung der Moosblätter im Dampfraum etwas zurück. Das ist wohl auf Erhöhung des osmotischen Wertes der Zellen, nicht auf Erhöhung des Dampfdruckes in der Nähe der Blätter zurückzuführen, weil die Blätter mit einer Spur flüssigen Wassers in die Kammern gebracht werden, das bald zu der Lösung am Boden überdestilliert.

An den Blättern von *Hookeria lucens* tritt Grenzschrumpfung der Zellen im Dampfraum über einer Zuckerlösung ein, die um etwa 0,1 mol weniger konzentriert ist als die Lösung, in der Grenzplasmolyse erfolgt. Der Unterschied rührt davon her, daß bei der Plasmolyse die Adhäsion zwischen Zytoplasma und Zellwand überwunden werden muß, bei der Deformation im Dampfraum nicht.

Noch größer ist die Differenz zwischen Plasmolyse- und Schrumpfungswert, wenn statt des nicht permeierenden Rohrzuckers der leicht ein-

dringende Harnstoff verwendet wird. Denn auch das Permeationsvermögen des gelösten Stoffes spielt bei der Schrumpfelungs- oder Dampfdruckmethode keine Rolle, solange der Stoff nicht flüchtig ist.

Gute Übereinstimmung besteht bei *Hookeria lucens* zwischen den Werten der Grenzschrumpfung und der Grenzdeplasmolyse, weil der Haftdruck des Plasmas bei der ersten Plasmolyse überwunden wird. Die Bestimmung der Grenzdeplasmolyse liefert zwar zuverlässige Daten für den osmotischen Wert, muß aber die Gefahr einer Schädigung des Protoplasten in Kauf nehmen. Nachteile der Dampfdruckmethode für die Bestimmung des osmotischen Wertes sind die Schwierigkeiten in der Herstellung eines ausgeglichenen Dampfraumes, in der Konstanthaltung der Temperatur und in der Beobachtung der ersten Stadien der Schrumpfung. Unbrauchbar ist die Methode bei Schnitten mit großen Wundflächen und bei Zellen mit starren, schwer zu deformierenden Wänden.

Lebende Annuluszellen von *Aspidium filix mas* sind selbst nach starker Deformation, sofern nicht Springen eintritt, noch plasmolysierbar, nach dem Springen des Ringes sind sie tot. Tote Sporangien springen infolge der Auswaschung osmotisch wirksamer Stoffe etwas früher als lebende (mit der Lebenstätigkeit der Zellen hängt die Bildung von Luftblasen hier also nicht zusammen).

In den Rindenzellen und Rhizoiden von Flechten (*Peltigera*, *Xanthoria*, *Cetraria*) tritt Luft beim Austrocknen regelmäßig und schon bei verhältnismäßig geringer Spannung auf, nämlich schon über 2,5—1,5 mol NaCl. Der wirksame Spannungsunterschied beträgt dabei im Extrem nicht mehr als 25 Atm. Das gilt für lebende Zellen, die sich beim Austrocknen nicht deformieren. Tote Schnitte zeigen über den entsprechenden Lösungen Kohäsionszerknitterung, und ihre Zellen pflegen keine Luft zu enthalten. Es wird vermutet, daß die lebenden Zellen bei Unterdruck aktiv den Zusammenhang im Zellinnern aufzuheben vermögen. Die ökologische Bedeutung dürfte in der Vermeidung weitgehender Deformation beim Austrocknen liegen, die bei den kleinen Zellen der Flechtenpilze vielleicht verhängnisvoller wäre als bei den viel größeren der Moose und der Luftalgen.

In den Blattzellen der Lebermoose *Frullania Tamarisci* und *F. dilatata* tritt Luft über 2 mol und 3 mol NaCl nur unregelmäßig auf, und die Blasen sind so klein, daß sie meist erst beobachtet werden können, wenn das im Kämmerchen geschrumpfte Blatt nach Überführung in Wasser oder in eine Lösung oder in dampfgesättigte Luft schwillt. Bei stärkerem Austrocknen sind Luftblasen gewöhnlich, aber eine wesentliche Verminderung der Deformation der Zellen wird durch das Auftreten so kleiner Risse im Zellinhalt nicht herbeigeführt.

Literaturverzeichnis.

- Albach, W., Über die schädigende Wirkung der Plasmolyse und der Deplasmolyse. *Protoplasma* **12**, 255 (1931). — Bächer, J., Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. *Beih. z. Bot. Zentrabl.* **37**, 63 (1920). — Bender, F., Der osmotische Druck in den Zellen der Moose. *Diss. Münster* 1916. — Bonte, H., Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. *Protoplasma* **22**, 209 (1935). — Brauner, L., Pflanzenphysiologisches Praktikum. Teil 2. Verlag G. Fischer, Jena 1932. — Buhmann, A., Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. *Protoplasma* **23**, 579 (1935). — Collander, R., Plasmolytische Beobachtungen an den Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. *Protoplasma* **21**, 226 (1934). — Frenzel, P., Über die Porengröße einiger pflanzlicher Zellmembranen. *Planta* **8**, 642 (1929). — Frey-Wyßling, A., Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin 1935. — Fritsch, F. E., The moisture relations of terrestrial algae. I. *Ann. of Bot.* **36**, 1 (1922). — Fritsch und Haines, The moisture relations of terrestrial algae. II. *Ann. of Bot.* **37**, 683 (1923). — Garjeanne, A. J. M., Karyostrophe bei *Hookeria lucens*. *Ann. Bryologici* **2** (1929). — Goebel, K., Archegoniatenstudien. *Flora* **96**, 1 (1906). — Ders., Die Wasseraufnahme der Flechten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **44**, 158 (1926). — Ders., Morphologische und biologische Studien: Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* **36**, 1 (1926). — Ders., Organographie der Pflanzen. 2. Teil Bryophyten, Pteridophyten. Jena 1930. — Hecht, K., Studien über den Vorgang der Plasmolyse. *Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen* **11**, 137 (1912). — Holle, H., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraßwerden. *Flora* **108**, 73 (1915). — Howland, L., The moisture relations of terrestrial algae. Periodic observations of *Trentepohlia aurea*, Martius. *Ann. of Bot.* **43**, 173 (1929). — Huber, B., und Höfler, K., Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **73**, 351 (1930). — Iljin, W. S., Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **66**, 947 (1927). — Ders., Die Ursachen der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknen. *Protoplasma* **10**, 379 (1930). — Kamering, Z., Zur Biologie und Physiologie der *Marchantiaceen*. *Flora* **84**, 1 (1897). — Küster, E., Hundert Jahre *Tradescantia*. Jena 1933. — Lambrecht, E., Beitrag zur Kenntnis der osmotischen Zustandsgrößen einiger Pflanzen des Flachlandes. *Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen* **17**, 87 (1929). — Mägedfrau, K., Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen. *Zsch. f. Bot.* **24**, 417 (1931). — Martens, P., Phénomènes cuticulaires et phénomènes osmotiques dans les poils staminaux de *Tradescantia*. *La Cellule* **16**, 1 (1931). — Renner, O., Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **56**, 617 (1915). — Ders., Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. *Zschr. f. Bot.* **11**, 305 (1919). — Ders., Die Porenweite der Zellhäute in ihrer Beziehung zum Saftsteigen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **43**, 207 (1925). — Ders., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Klein-epiphyten. *Planta* **18**, 215 (1932). — Scarth, G. W., The influence of external osmotic pressure and of disturbance of the cell surface on the permeability of *Spirogyra* for acid dyes. *Protoplasma* **1**, 204 (1927). — Steinbrinck, C., Versuche über die Luftdurchlässigkeit der Zellwände von Farn- und *Salvinella*-Sporangien, sowie von Moosblättern. *Flora* **92**, 102 (1903). — Ders., Weiteres über den Kohäsionsmechanismus von Laubmoosblättern. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **28**, 19 (1910). — Ursprung, A., Über die Kohäsion des Wassers im Farnannulus. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* **33**, 153 (1915). — Ders. und Blum, G., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **34**, 123 (1916). — Dies., Zwei neue Saugkraftmethoden. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **72**, 254 (1930). — Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887. — Wiefel, R., Worauf beruht das Frischwerden abgestorbener Moosblättchen? *Bot. Archiv* **37**, 1—42 (1934). — Zeuch, L., Untersuchungen zum Wasserhaushalt von *Pleurococcus vulgaris*. *Planta* **22**, 614 (1934).

Hans Molisch †

Der Einfluß einer Pflanze auf die andere. (Allelopathie.)

Mit 15 Abbildungen im Text

VIII, 106 S. gr.8°

1937

steif brosch. Rmk 4.50

Inhalt: I. Einleitung: Geschichtlicher Überblick über den Einfluß einer Pflanze auf die andere in bezug auf Symbiose, Transplantation, Mikroorganismen und mitogenetischen Strahlen. 2. Einfluß von Früchten auf das Wachstum und andere Vorgänge. / 3. Eigene Versuche. / 4. Die Rolle der Hemmungsstoffe im Pflanzenreiche. / 5. Keimungsfördernde und keimungshemmende Stoffe. Beispiele. / 6. Hauptegebnisse. / Schlußwort.

Molisch macht in dieser Schrift mit einer Reihe interessanter und unerwarteter Tatsachen bekannt. Der Apfel, die Birne und andere Früchte wirken in höchst auffallender Weise auf eine davon räumlich getrennte Pflanze; sie beeinflussen das Längen- und Dickenwachstum des Keimlings, beschleunigen in überraschender Weise die Fruchtreife, fördern die Lentizellenwucherung, die Kallusbildung, den Laubfall, verhindern die negativ geotropische Krümmung des Keimstengels unter gleichzeitiger Förderung des Dickenwachstums der wachsenden Region, lösen bei vielen Pflanzen epinastische Krümmungen und andere Erscheinungen aus.

Ein von diesen Früchten ausgeschiedenes Gas, das Äthylen, verläßt die Frucht, gelangt durch die Luft in die in der Nähe befindlichen Pflanzen, wird von diesen rasch und leicht aufgenommen und macht sich nun in verschiedener, eben erwähnter Weise, ja in oft ganz verblüffender Art geltend. Auch andere Früchte, und sogar Wurzeln, beblühten Sprosse, Blüten und andere Pflanzenteile wirken ähnlich auf daneben befindliche Gewächse, wenn auch in minderem Grade. Äthylen und wahrscheinlich noch andere Stoffwechselprodukte dringen als Gase oder Dämpfe gegenseitig in die Gewächse ein und lösen an besonders reizbaren Stellen der Pflanze merkwürdige Veränderungen aus.

Die in dieser Schrift mitgeteilten Versuche zeigen jedenfalls, daß den Stoffen, die von einer Pflanze auf eine davon räumlich getrennte andere Pflanze in so überraschender Weise einwirken, eine viel größere Bedeutung zukommt, als man bisher geahnt hat. Eine Fülle von Fragen legt uns der Apfel mit seinem Einfluß auf andere Pflanzen nahe und eröffnet neue Einblicke in das Pflanzenleben. Er wirkt wie ein Wunder.

Illustrierte Flora (Wien). 1937, Heft 11: . . . Die wertvollen Ergebnisse dieser Untersuchungen werfen ein sehr bedeutsames Licht auf das Problem der „Hemmungsstoffe“, die auch für Kreuzungs- und Transplantationsmöglichkeiten sowie für die Bildung „physiologischer Rassen“ (Mistel, Rostpilze) ausschlaggebend sein dürften. Es erscheint dem Verfasser auch nicht ausgeschlossen, daß viele der bisher den „mitogenetischen Strahlungen“ zugeschriebenen Wirkungen verschiedener Pflanzenteile aufeinander auf derartigen gasförmigen Ausscheidungen beruhen. Für die Gartenpraxis wird dieses Buch ebenso wie die früheren Arbeiten Molischs manch bedeutsame Anregung bieten.

Dr. Max Onno.

Wiener Neueste Nachrichten. 14. Nov. 1937: . . . Diese neueste Arbeit des großen österreichischen Botanikers ist ein vornehmer Beleg dafür, daß auch mit den einfachsten Hilfsmitteln und unter klaren Versuchsbedingungen ganz neue Gebiete einer Wissenschaft erschlossen werden können, und daß ein Berufener in stande ist, die Ergebnisse seiner Forscherarbeit in einer jedermann verständlichen Weise mitzuteilen.

K. G.

Wiener landwirtschaftl. Zeitung. . . Dem gebildeten praktischen Landwirt mögen Molischs Versuchsergebnisse und Schlußfolgerungen furchtbare Anregung zu eigenen Beobachtungen und zum Verständnis mancher bisher bloß empirisch festgestellten Wirkungen — von Pflanzen aufeinander — sein.

J.

Hans Molisch †

- Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel.** Mit 15 Holzschnitten im Text. 65 S. gr.8° 1891 Rmk 2.—
- Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen.** Eine physiologische Studie. Mit einer farbigen Tafel. VIII, 119 S. gr.8° 1912 Rmk 3.—*
- Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.** Mit 11 Holzschnitten im Text. VIII, 73 S. gr.8° 1897 *vergriffen*
- Studien über den Milchsafte und Schleimsafte der Pflanzen.** Mit 33 Holzschnitten im Text. VIII, 111 S. gr.8° 1901 Rmk 4.—*
- Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen.** Eine mikrobiologische Studie. Mit 4 Tafeln. VII, 95 S. gr.8° 1908 *vergriffen*
- Die Eisenbakterien.** Mit 12 Abbild. im Text und 3 Chromotafeln. VI, 84 S. gr.8° 1910 *vergriffen*
- Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen.** Mit 12 Abbild. im Text. VI, 38 S. gr.8° 1909 Rmk 1.20
- Leuchtende Pflanzen.** Eine physiologische Studie. Zweite, vermehrte Auflage. Mit 18 Abbild. im Text und 2 Tafeln. VIII, 200 S. gr.8° 1912 *vergriffen*
- Mikrochemie der Pflanze.** Dritte, neubearbeitete Auflage. Mit 135 Abbild. im Text. XII, 438 S. gr.8° 1923 Rmk 8.—, geb. 10.—*
- Populäre biologische Vorträge.** Zweite, durchgesehene und erweiterte Auflage. Mit 71 Abbild. im Text IV, 306 S. gr.8° 1922 Rmk 3.—, geb. 4.50*
- Pflanzenbiologie in Japan auf Grund eigener Beobachtungen.** Mit 84 Abbild. im Text. X, 270 S. gr.8° 1926 Rmk 14.—, geb. 16.—*
- Die Lebensdauer der Pflanze.** Mit 39 Abbild. im Text. VIII, 168 S. gr.8° 1929 Rmk 7.50, geb. 9.—*
- Als Naturforscher in Indien.** Mit 114 Abbild. im Text. XII, 276 S. gr.8° 1930 Rmk 13.—, geb. 14.50*
- Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde.** Sechste, neubearbeitete Auflage. Mit 171 Abbild. im Text. XII, 368 S. gr.8° 1930 Rmk 16.—, geb. 18.—*
- Botanische Versuche ohne Apparate. Ein Experimentierbuch für jeden Pflanzenfreund.** Mit 62 Abbild. im Text. XII, 200 S. gr.8° 1931 Rmk 9.—, geb. 10.—
- Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft.** Mit 12 Abbild. im Text, VIII, 118 S. gr.8° 1933 Rmk 5.—, geb. 6.—
- Anatomie der Pflanze.** Vierte, neubearbeitete Auflage. Mit 155 Abbild. im Text. VIII, 160 S. gr.8° 1936 Rmk 6.50, geb. 8.—